

Grau en Matemàtiques

Títol: Varietats estables dels cicles límit amb aplicació a l'estudi dels avançaments de fase

Autor: Gaia Donadello

Director: Antoni Guillamon

Departament: Departament de Matemàtiques

Convocatòria: 2017-2018



Varietats estables dels cicles límit
amb aplicació a l'estudi dels
avançaments de fase

Autora:
Gaia Donadello

Director:
Dr. Antoni Guillamon

Facultat de Matemàtiques i Estadística
Universitat Politècnica de Catalunya
Barcelona, juny de 2018

Abstract

L'objectiu principal d'aquest treball és iniciar-se en l'estudi de les varietats estables dels cicles límit de sistemes dinàmics i aplicar-ho al control de fase en oscil·ladors, d'interès especial en neurociència. Alguns conceptes que apareixeran i que seran bàsics per a l'assoliment d'aquest propòsit són els de varietat invariant, fase al voltant d'un cicle límit i aplicació de Poincaré. Aquesta última servirà per a determinar l'estabilitat i per estudiar la resposta d'un oscil·lador a petites pertorbacions al voltant d'una varietat invariant, i aplicar-ho a l'anàlisi del comportament d'una neurona. Concretament, es vol conèixer la relació entre les isòcrones, les funcions de resposta de fase i els avançaments de fase iterats. Per fer-ho, usarem els resultats que proporciona la teoria de sistemes dinàmics, i els posarem en pràctica amb la implementació d'una simulació numèrica per observar les reaccions d'un sistema després de patir un estímul.

Paraules clau: Sistemes dinàmics, Varietat estable, Isòcrons, Funcions de resposta de fase, Òrbita periòdica, Aplicació de Poincaré, Neurociència, Models de neurona.

Índex

Introducció	1
1 Preliminars de sistemes dinàmics	3
1.1 Equacions diferencials	3
1.2 Punts d'equilibri	4
1.3 Conjunts invariants	5
1.4 Aplicacions	6
1.5 Comportament asimptòtic	7
1.6 L'aplicació de Poincaré	8
1.7 Equacions variacionals	10
1.8 Teoria de Floquet	11
1.9 Implementació del càlcul de l'aplicació de Poincaré	13
1.10 Exemples	14
2 Corbes isòcrones i funcions de resposta	19
2.1 Isòcrones d'un cicle límit	19
2.2 El mètode de la parametrització	21
2.3 Funcions de resposta de fase i d'amplitud	22
2.4 Exemples	23
3 Elements de neurobiologia i models bàsics de neurona	27
3.1 Estructura de la neurona	27
3.2 Activitat elèctrica	28
3.3 Modelització d'una neurona: Hodgkin-Huxley	30
3.4 Model simplificat	32
4 Comparació de PRCs reals amb PRCs experimentals	34
4.1 Motivació	34
4.2 Explicació del codi	37
4.3 Resultats	38
Conclusions	51

Introducció

La teoria de sistemes dinàmics serveix per descriure l'evolució d'un sistema al llarg del temps. Pot ajudar a explicar el comportament de molts processos temporals i de les estructures que hi ha al darrere; per aquest motiu s'aplica a ciències molt diverses. Un dels camps on ha tingut una gran importància l'aplicació d'aquesta teoria, és en l'àmbit de la biologia i, més concretament, de la neurociència, ja que una neurona es pot modelitzar com un sistema dinàmic i, per tant, pot ser estudiada com a tal.

A partir de les eines que proporciona la teoria de sistemes dinàmics, volem estudiar com poden afectar petites pertorbacions a l'estabilitat d'un sistema, i aplicar-ho a la neurociència per analitzar les reaccions d'una neurona després de rebre un petit impuls, en funció de la fase de l'oscil·lador al moment de rebre l'estímul. Aquest treball pretén, a més de centrar-se en la part matemàtica, donar una visió general de la relació entre el problema biològic que hem descrit i els procediments de càlcul utilitzats per assolir el nostre objectiu. Per fer-ho, s'ha dividit aquest document en quatre parts, amb l'estructura següent:

Al primer capítol, trobem la base teòrica d'equacions diferencials i de sistemes dinàmics on es defineixen els principals conceptes que s'utilitzaran al llarg del treball i que seran essencials per a la seva comprensió.

Al segon capítol, introduïm alguns conceptes més avançats i presentem algunes eines i propietats intrínseques dels oscil·ladors que seran necessàries per a l'estudi de l'estabilitat d'un model.

Al tercer capítol tractem els equivalents biològics dels resultats anteriors, i presentem el model neuronal sobre el qual farem simulacions. Introduïm algunes nocions de biologia i neurociència, sense entrar en detall. Creiem que és important contextualitzar el problema al qual ens enfrontem per entendre a què s'aplica el nostre estudi.

Al quart capítol, hi ha una simulació numèrica on s'ha intentat reproduir la resposta d'un sistema a certs estímuls. Veurem dos models, un teòric i un més realista, i calcularem les òrbites dels dos sistemes i la seva variació després de rebre un petit impuls en funció de la fase en què es troba l'oscil·lador en el moment de rebre l'estímul. Els codis usats per a obtenir els resultats numèrics es poden trobar a: <https://mat-web.upc.edu/people/antoni.guillamon/Code/IterativePRCs>.

Finalment, trobem les conclusions del treball, que resumiran i organitzaran els resultats obtinguts, i s'analitzarà en quina direcció s'hauria de seguir treballant per

aprofundir l'estudi.

Abans de realitzar aquest projecte, jo no tenia coneixements previs de sistemes dinàmics. A l'hora de triar el tema del treball, m'agradava la idea de veure una part de la matemàtica que per mi era desconeguda, i també em cridava l'atenció poder investigar un problema interdisciplinari entre la matemàtica i la neurologia. Ha sigut un repte aprendre una teoria tan extensa de manera accelerada per poder-la aplicar als objectius fixats, però també ha resultat satisfactori poder posar en pràctica alguns dels conceptes que he après durant el grau i alhora veure'n molts de nous, tant en l'àmbit matemàtic com, tot i que en menor mesura, en el camp de la neurociència.

Capítol 1

Preliminars de sistemes dinàmics

L'objectiu d'aquesta primera part del treball és presentar els principals conceptes i propietats que seran necessaris per a la realització i comprensió de l'estudi. Introduïrem les bases de la teoria de sistemes dinàmics, centrant-nos en alguns conceptes que seràn fonamentals al llarg del treball.

El comportament d'una neurona es pot descriure mitjançant equacions diferencials; per això serà important disposar de les eines que ens proporciona la teoria. Per aprofundir en qualsevol dels punts que tractarem, adrecem al lector a [1] o [2], on s'expliquen amb més detall i on s'amplia l'estudi a altres conceptes que no necessitem aquí.

1.1 Equacions diferencials

Una *equació diferencial* és una equació que relaciona una funció amb les seves derivades. En el nostre cas, considerarem equacions ordinàries autònomes de primer ordre, que seran de la forma:

$$\frac{dx}{dt} = \dot{x} = F(x), \quad (1.1.1)$$

on $x = x(t) \in \mathbb{R}^n$, $t \in I \subseteq \mathbb{R}$ i $F(x) : U \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, U obert, és una funció regular (\mathcal{C}^1) que s'anomena *camp vectorial*.

Observació 1. Quan $n > 1$, diem que F defineix un *sistema d'equacions diferencials*.

El camp $F(x)$ genera un *flux* $\phi_t : U \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, on $\phi_t(x) = \phi(x, t)$ és una funció contínuament diferenciable definida $\forall x \in U, \forall t \in I = (a, b) \subseteq \mathbb{R}$, que satisfà l'equació (1.1.1). És a dir:

$$\left. \frac{d}{dt}(\phi(x, t)) \right|_{t=\tau} = F(\phi(x, \tau)). \quad (1.1.2)$$

El flux representa el conjunt de totes les solucions del sistema: és una funció que a cada condició inicial $x(0) = x_0 \in U$, li fa correspondre la solució $x(t) = \phi(x_0, t) : I \rightarrow \mathbb{R}^n$ que la satisfà, és a dir, tal que $\phi(x_0, 0) = x_0$

Observació 2. Quan associem a l'equació una determinada condició inicial, parlem de problema de valor inicial.

Teorema 1.1 (Existència i unicitat). *Donat un subconjunt obert d'un espai euclidià $U \subseteq \mathbb{R}^n$, un punt $x_0 \in U$ i una funció contínuament diferenciable $F : U \rightarrow \mathbb{R}^n$, aleshores existeix una constant $c > 0$ i una única solució $\phi(x_0, \cdot) : (-c, c) \rightarrow U$ que satisfà $\dot{x} = F(x)$ amb condició inicial $x(0) = x_0$.*

Observació 3. És freqüent trobar un enunciat alternatiu del teorema que demana que la funció sigui contínua i localment Lipschitz. En aquest treball només considerarem camps de classe \mathcal{C}^1 , i per tant seran suficients les hipòtesis que hem enunciat anteriorment.

Aquest teorema és un resultat important, ja que ens assegura que, sota determinades condicions, localment sempre hi haurà existència i unicitat de solució.

Donat un sistema de la forma (1.1.1), una eina que pot ser útil per conèixer com es comporten les solucions sense haver de trobar-les analíticament o numèricament, són les *isoclines*. Es defineixen com el conjunt de punts $x \in \mathbb{R}^n$ tal que $F(x) = c$, on c és una constant. Fixem-nos que són les corbes de nivell de F : si fem variar c i dibuixem la isoclina corresponent en cada cas, obtindrem un diagrama del pendent de les solucions en cada punt, i ens podrem fer una idea del seu comportament qualitatiu. Un cas particular d'aquestes són les *nulclines*, en què es considera $c = 0$.

1.2 Punts d'equilibri

Sigui $\phi_t : U \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ el flux en l'instant t d'un camp vectorial $F : U \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$.

Definició 1.1. L'òrbita de $x \in U$, és el conjunt $\gamma(x) = \{\phi_t(x) | t \in I_x\}$, on $I_x = \{t | \phi(t, x) \in U\}$ és l'interval on està definit el flux.

Definició 1.2. Direm que $p \in U$ és un *punt fix* o *punt d'equilibri* de ϕ_t si $F(p) = 0$. Equivalentment, si $\phi_t(p) = p, \forall t \in \mathbb{R}$, és a dir, si l'òrbita és el punt.

Observació 4. Els punts d'equilibri són aquells que corresponen a les solucions constants.

Definició 1.3. Un punt fix p s'anomena *estable* si, en tot entorn $V \subseteq U$ de p , existeix $V_1 \subseteq V$ tal que cada solució $\phi(x_0, t)$ amb $x_0 \in V_1$ està definida i pertany a V per a tot $t \geq 0$.

Diem que p és *asimptòticament estable* si, a més, podem triar V_1 de manera que $\phi(x_0, t) \rightarrow p$ quan $t \rightarrow \infty$.

És a dir, si p és estable, tota solució amb condició inicial propera a p es quedarà prop seu tot el temps.

Definició 1.4. Direm que un punt fix és *inestable* quan no és estable.

En el cas d'un sistema lineal,

$$\dot{x} = Ax, \tag{1.2.1}$$

on A té coeficients constants i $x \in \mathbb{R}^n$, per conèixer el comportament de les solucions

al voltant d'un punt fix p , n'hi ha prou amb estudiar els valors propis de la matriu A en aquell punt. El punt fix serà estable si, i només si, tots els valors propis λ satisfan $\operatorname{Re}(\lambda) \leq 0$, i aquells amb part real zero admeten forma de Jordan trivial. Si tots tenen part real estrictament negativa, el punt serà asimptòticament estable.

En el cas que el sistema (1.1.1) sigui no lineal, a priori no és tan senzill conèixer el comportament de les solucions al voltant dels punts fixos, però podem *linealitzar* el sistema en el punt fix p , i obtindrem un sistema alternatiu de la forma:

$$\dot{\xi} = DF(p)\xi, \quad y \in \mathbb{R}^n, \quad (1.2.2)$$

on $DF = [\frac{\partial F_i}{\partial x_j}]$ és la matriu jacobiana.

Per saber com interpretar els resultats del sistema original a partir del linealitzat, tenim el següent teorema:

Teorema 1.2 (Hartman-Grobman). *Si $DF(p)$ no té valors propis amb part real nul·la, aleshores existeix un homeomorfisme h definit en un entorn U de p que, localment, porta les òrbites del sistema (1.1.1), a les òrbites del sistema (1.2.2), és a dir, $h(\phi(x_0, t)) = e^{DF(p)t}h(x_0)$.*

L'homeomorfisme preserva el sentit de les òrbites, i es pot escollir de manera que preservi la parametrització.

Així, podrem estudiar l'estabilitat d'un punt crític d'un sistema no lineal de la mateixa manera que ho faríem amb un de lineal. És suficient mirar la part real dels valors propis de la matriu del sistema linealitzat (1.2.1), avaluada en el punt fix p . Aquesta matriu és la matriu jacobiana $DF(p)$. Si aquesta té tots els valors propis amb part real (estricta) negativa, aleshores p és (asimptòticament) estable. En els altres casos serà inestable.

1.3 Conjunts invariants

En aquesta secció, primer definirem una sèrie de conceptes característics dels sistemes lineals, que seran necessaris per, posteriorment, poder estendre la noció de conjunt invariant als sistemes no lineals.

Definició 1.5. Un *conjunt invariant* S per a un flux ϕ_t a \mathbb{R}^n és un subconjunt $S \subset \mathbb{R}^n$ tal que

$$\phi_t(x) \in S, \quad \forall x \in S, \quad \forall t \in \mathbb{R}. \quad (1.3.1)$$

Si considerem un sistema lineal (1.2.1) i una condició inicial $x(0) = x_0$, és fàcil veure que la solució per al problema de valor inicial ve donada per $\phi(x_0, t) = e^{At}x_0$. Notem que l'operador $e^{tA} : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ és el conjunt de totes les solucions del sistema, és a dir, defineix un flux. Ens interessa estudiar aquelles solucions que recauen en els subespais generats pels vectors propis de A en el punt fix p , ja que aquests subespais són invariants pel flux.

Els dividim en tres classes, segons el signe dels valors propis:

- El *subespai estable* E^s , generat pels vectors propis associats als valors propis que tenen part real negativa.

- El *subespai inestable* E^u , generat pels vectors propis associats als valors propis amb part real positiva.
- El *subespai centre* E^c , generat per aquells vectors propis que tenen valors propis amb part real zero.

Com hem dit, aquests espais són invariants, i el comportament de les solucions estarà determinat pel subespai al qual pertanyen. A partir de la solució $\phi(x_0, t) = e^{At}x_0$ veiem que aquelles que recauen en E^u presentaran un creixement exponencial, mentre que les de E^s decreixeran exponencialment.

En aquest punt, és natural preguntar-se si podem estendre aquest tipus de subespais als sistemes no lineals. Tot seguit veurem que, gràcies al teorema de Hartman-Grobman, sota determinades condicions podrem definir els seus equivalents per al cas no lineal.

Definició 1.6. Sigui p un punt fix de (1.1.1). Si $DF(p)$ no té cap valor propi amb part real zero, direm que p és un *punt fix hiperbòlic* o *no degenerat*.

Sota aquesta hipòtesi, el Teorema 1.2 assegura que el comportament de les solucions properes al punt fix està determinat pel de la linealització (1.2.2), i podem definir els conceptes anàlegs als subespais invariants per als sistemes no lineals. Tot i no tenir una expressió tancada per al flux, localment es poden definir les *varietats invariants estable* i *inestable*, $W_{loc}^s(p)$ i $W_{loc}^u(p)$ respectivament, com:

$$\begin{aligned} W_{loc}^s(p) &= \{x \in U \mid \phi_t(x) \rightarrow p \text{ quan } t \rightarrow \infty, \text{ i } \phi_t(x) \in U \text{ per a tot } t \geq 0\}, \\ W_{loc}^u(p) &= \{x \in U \mid \phi_t(x) \rightarrow p \text{ quan } t \rightarrow -\infty, \text{ i } \phi_t(x) \in U \text{ per a tot } t \leq 0\}, \end{aligned}$$

on $U \subset \mathbb{R}^n$ és un entorn de p punt fix hiperbòlic.

Teorema 1.3 (Varietat estable d'un punt fix). *Suposem que el sistema $\dot{x} = F(x)$ té un punt fix hiperbòlic p . Aleshores existeixen les varietats localment estable i localment inestable en aquell punt, $W_{loc}^s(p)$, $W_{loc}^u(p)$. A més, són de la mateixa mida que els espais invariants E^s i E^u del sistema linealitzat (1.2.2), i són tangents a ells en p .*

Observació 5. En cas que tots els valors propis siguin del mateix signe, una de les dues varietats serà de dimensió zero i estarà formada només pel punt p .

Els subespais o varietats invariants, tant del sistema lineal (1.2.1) com del no lineal (1.2.2), admeten extensions globals.

1.4 Aplicacions

Hem vist que, tant en el sistema lineal com en el no lineal, el camp dóna lloc a una funció flux: e^{tA} i ϕ_t respectivament. Si fixem $t = \tau$, obtindrem un sistema dinàmic *discret*:

$$x_{n+1} = e^{\tau A}x_n, \quad (1.4.1)$$

en el cas lineal, i

$$x_{n+1} = \phi_\tau(x_n), \quad (1.4.2)$$

en el cas no lineal.

En ambdós casos un flux continu dóna lloc a una aplicació discreta que, si el flux és regular (suposem \mathcal{C}^r), serà un difeomorfisme.

Tota la teoria d'equacions diferencials que hem enunciat anteriorment per a sistemes continus, es trasllada de manera natural a les aplicacions discretes. Anomenem $G := \phi_\tau$, i observem que en aquest cas els punts fixos són aquells p tal que $G(p) = p$. El punt fix p serà hiperbòlic si $DG(p)$ no té cap valor propi de mòdul 1.

Com en el cas dels fluxos, el comportament de l'aplicació lineal (1.4.1) està determinat pels valors propis de la matriu $e^{\tau A}$, concretament pel seu mòdul: Si tots els valors propis tenen $|\lambda_j| < 1$, tindrem un punt estable, mentre que si $|\lambda_j| > 1$ serà inestable. Per al sistema no lineal (1.4.2), igual que per als fluxos, la linealització en determina el comportament.

Tota la teoria per difeomorfismes es desenvolupa paral·lelament a la de fluxos; en particular, el Teorema 1.2 de linealització i els resultats de varietats invariants també s'apliquen en aquest cas. S'ha de tenir en compte que aquí les varietats seran unions de punts.

1.5 Comportament asimptòtic

Hem vist que hi ha certs conjunts que tenen la propietat de “retenir” qualsevol solució que parteixi d'una condició inicial sobre el conjunt. Per exemple les òrbites i els conjunts i varietats estables d'un sistema al voltant d'un punt fix. Ara, ampliarem aquest concepte per poder conèixer el comportament a llarg termini de les solucions.

Definició 1.7. Diem que un punt p és un *punt ω -límit* de x si existeixen punts $\phi_{t_1}(x), \phi_{t_2}(x), \dots$ sobre l'òrbita de x tals que $\phi_{t_i} \rightarrow p$ quan $t_i \rightarrow \infty$. Anàlogament, q és un *punt α -límit* de x si la mateixa seqüència de punts és tal que $\phi_{t_i} \rightarrow p$ si $t_i \rightarrow -\infty$.

Fixem-nos que estem trobant, sobre l'òrbita, una successió de punts que tendeix cap al punt p . Si, localment, les òrbites de cadascun d'aquests punts tendeixen cap a l'òrbita de p , direm que aquesta és una òrbita límit *atractora*. En cas contrari, si els punts de la successió s'allunyen de q , i les seves òrbites s'allunyen de l'òrbita de p , direm que aquesta és localment *repulsora*.

Els conjunts ω -límit o α -límit són els estats asimptòtics d'un sistema, és a dir, on arriben les solucions després d'haver transcorregut un temps infinit, sigui positiu o negatiu. Qualsevol conjunt que *atregeixi* cap a ell les solucions que té al voltant pot ser un conjunt límit. Alguns exemples són els punts fixos, que ja hem definit, i les òrbites periòdiques, que veurem més endavant.

Definició 1.8. Un conjunt tancat $A \subset \mathbb{R}^n$ s'anomena *conjunt atractor* si existeix un entorn U d' A tal que $\phi_t(x) \in U$ per $t \geq 0$ i $\phi_t(x) \rightarrow A$ quan $t \rightarrow \infty$, per tot $x \in U$. El conjunt $\bigcup_{t \leq 0} \phi_t(U)$ és el *domini d'atracció* d' A , i coincideix amb la seva varietat estable.

Un *conjunt repulsor* es defineix anàlogament canviant la direcció del temps.

Un conjunt estable captura totes les òrbites que parteixen del seu domini d'atracció (mentre que un conjunt inestable les repel). Sovint, podem definir una *conca d'atracció*: un conjunt tancat simplement connex $D \subset \mathbb{R}^n$ tal que $\phi_t(D) \subseteq D \ \forall t > 0$. En aquest cas, el conjunt atractor serà $A = \bigcap_{t \geq 0} \phi_t(D)$.

1.6 L'aplicació de Poincaré

Els exemples més simples d'òrbites que podem trobar en sistemes dinàmics són els punts fixos, que ja hem definit, i les òrbites periòdiques, que presentem a continuació:

Definició 1.9. Sigui ϕ_t el flux generat per un camp $F : U \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, $F \in \mathcal{C}^1$, i sigui p un punt de U . Suposem que el flux per p té una òrbita γ ; direm que γ és *periòdica* si $\exists T > 0$ tal que $\phi_{T+t}(p) = p$ per tot t , i p no és un punt fix.

El menor $T > 0$ que satisfà aquesta propietat s'anomena *període* de l'òrbita.

Definició 1.10. Les òrbites periòdiques isolades s'anomenen *cicles límit*.

Observació 6. Podem imaginar un cicle límit com una trajectòria tancada tal que les trajectòries no tancades que hi ha al seu voltant espiralen cap a ella quan el temps tendeix a infinit, ja sigui des de l'interior o des de l'exterior.

Donada una òrbita periòdica γ de període T en les condicions de la definició anterior, i donat un punt $p \in \gamma$, prenem una *secció local transversal* al flux en el punt p , $\Sigma \subset \mathbb{R}^n$, de dimensió $n - 1$ i definida com

$$\Sigma = \{x \in \mathbb{R}^n : g(x) = 0\}, \quad (1.6.1)$$

per una certa funció $g \in \mathcal{C}^1$, $g : \Sigma \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$. És a dir, considerem una hipersuperfície que conté p i tal que $F(x) \cdot n(x) \neq 0, \forall x \in \Sigma$, on $n(x)$ és el vector normal unitari de Σ en x . La triem de manera que p sigui l'únic punt on la superfície Σ i l'òrbita γ intersequen.

Fixem-nos que, com que l'òrbita és periòdica i $p \in \gamma \cap \Sigma$, $\phi_{T+t}(p) = p \in \Sigma$ per a un cert t . Per tant, podem suposar que, per qualsevol punt $q \in \Sigma$ proper a p , l'òrbita per q tallarà Σ en un temps pròxim a T . Això permet definir una funció que a cada punt li fa correspondre el següent tall de l'òrbita amb Σ :

Definició 1.11. Sigui γ una òrbita periòdica, U un entorn de $p \in \gamma$, i Σ definida a (1.6.1). Definim l'*aplicació de Poincaré* o de *primer retorn* com $P : U \cap \Sigma \rightarrow \Sigma$ que envia cada punt $q \in U$ a $P(q) = \phi_\tau(q)$, on $\tau = \tau(q)$ és el temps que triga l'òrbita de q , $\gamma(q)$, en retornar per primer cop a Σ .

Aquesta aplicació ens permet relacionar les òrbites periòdiques de sistemes dinàmics continus amb els punts fixos de les aplicacions discretes: si considerem la secció transversal Σ en p , observem que p és un punt fix de l'aplicació de Poincaré. Les interseccions del flux amb Σ formaran una successió de punts que tendirà (en positiu o en negatiu) cap a p , que és el punt sobre l'òrbita periòdica. D'aquesta manera, l'estabilitat de p per P reflecteix la de γ per al flux ϕ_t : si p és estable i és un atractor de l'aplicació de Poincaré, aleshores l'òrbita periòdica és atractora per al sistema. Per tant, podem estudiar l'estabilitat del sistema continu usant només l'aplicació de

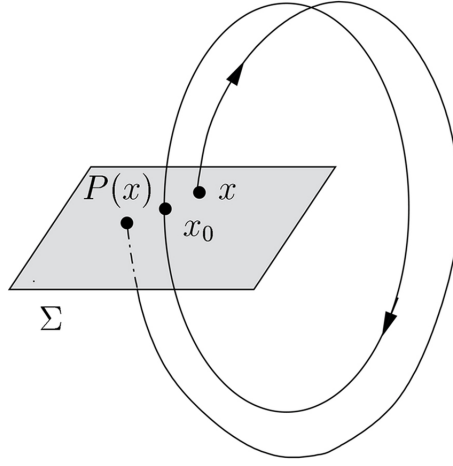


Figura 1.1: Aplicació de Poincaré. Extreta de [3].

Poincaré, aplicant l'anàlisi del mòdul dels valors propis que hem vist a la secció 1.4. Recordem que caldrà linealitzar el sistema al voltant del punt fix, usant la matriu jacobiana DP . Més endavant veurem amb detall com fer-ho.

Una formulació més general i adequada especialment per a sistemes no autònoms seria considerar que la funció g de (1.6.1) depèn també del temps inicial. Nosaltres no ho considerarem, i, a més, usarem una formulació encara més simplificada: prendrem la funció g com una de les coordenades igual a constant, podem considerar, per exemple, que aquesta coordenada és x_n sense pèrdua de generalitat. Aleshores,

$$\Sigma = \{x \in \mathbb{R}^n : x_n = 0\}. \quad (1.6.2)$$

Calcular l'aplicació de Poincaré no sempre resulta senzill, però, en un entorn del cicle límit, la podem aproximar com $P(x) - P(p) \simeq DP(p)(x - p)$.

Per calcular la derivada DP , usarem que l'aplicació de Poincaré satisfà $P(p) = \phi(p, T)$, on $\phi(p, t)$ és la solució del sistema que parteix de p . Derivant aquesta expressió, tenim que

$$\begin{aligned} DP(p) = D_p \phi(p, t(p)) &= \frac{\partial \phi(p, t(p))}{\partial p} + \frac{\partial \phi(p, t(p))}{\partial t} \frac{\partial t(p)}{\partial p} \\ &= \frac{\partial \phi(p, t(p))}{\partial p} + F(p) \frac{\partial t(p)}{\partial p}. \end{aligned} \quad (1.6.3)$$

Observem que l'últim terme de l'equació és la derivada respecte la condició inicial, és a dir, la solució de l'equació variacional, que definirem a la propera secció.

L'únic terme de l'expressió que, a priori, no sabem calcular és $\frac{\partial t(p)}{\partial p}$. Per trobar-lo, usarem que $g(P(p)) \equiv 0$. Si derivem usant la regla de la cadena, tenim que $Dg(P(p))DP(p) = 0$, i hi podem substituir l'expressió trobada a (1.6.3). Desenvolupant, podem trobar el terme que busquem en funció de $Dg(P(p))$ i $F(p)$, que són coneguts, i de $\frac{\partial \phi(p, t(p))}{\partial p}$ que trobarem resolent les equacions variacionals.

Observació 7. Si prenem la secció transversal Σ amb les simplificacions que hem dit a (1.6.2), la derivada de g esdevé explícita i se simplifiquen els càlculs. En aquest cas, la derivada del temps respecte a la condició inicial queda

$$\frac{\partial t(p)}{\partial p} = -\frac{\frac{\partial}{\partial p}\phi_n(p, t(p))}{F_n(p)}, \quad (1.6.4)$$

on el subíndex n denota l'última component del camp.

Per tant, podrem trobar una aproximació de l'aplicació de Poincaré a partir de la seva matriu jacobiana, i podrem estudiar l'estabilitat del sistema (1.1.1) a partir dels valors propis de DP .

1.7 Equacions variacionals

Considerem el sistema

$$\dot{x} = F(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad (1.7.1)$$

que té associat un flux $\phi(t, x) : \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$, i té una òrbita periòdica γ . Donada una condició inicial x_0 sobre l'òrbita, la solució del problema de valor inicial és $\phi(t, x_0)$. Per definició, se satisfà el sistema (1.7.1), i tenim:

$$\frac{d}{dt}\phi(t, x_0) = F(\phi(t, x_0)). \quad (1.7.2)$$

Volem saber com varia el comportament de la solució si fem variar el punt inicial sobre l'òrbita. Per fer-ho, derivem respecte a la condició inicial x_0 :

$$\frac{\partial}{\partial x_0} \frac{d}{dt}\phi(t, x_0) = \frac{\partial}{\partial x_0} F(\phi(t, x_0)). \quad (1.7.3)$$

Com que el camp $F \in \mathcal{C}^1$, el flux serà \mathcal{C}^2 . Se satisfan les condicions necessàries per a canviar l'ordre de derivació, i, desenvolupant amb la regla de la cadena, obtenim les *equacions variacionals*:

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \frac{\partial}{\partial x_0} \phi(t, x_0) = DF(\phi(t, x_0)) \left(\frac{\partial \phi}{\partial x_0}(t, x_0) \right) \\ \frac{\partial \phi}{\partial x_0}(0, x_0) = Id \end{cases} \quad (1.7.4)$$

on DF és la matriu jacobiana de F i té mida $n \times n$.

Observació 8. Si se satisfà $x'(t) = F(x(t))$, aleshores $x''(t) = DF(x(t)) \cdot x'(t)$. És a dir, per tota solució x del sistema (1.1.1), $x'(t)$ sempre és solució de l'equació variacional.

Observació 9. Ara ja sabem com calcular el terme $\frac{\partial \phi(p, t(p))}{\partial p}$ de la derivada de l'aplicació de Poincaré que ens faltava a (1.6.3): caldrà integrar l'equació variacional (1.7.4) respecte al temps.

1.8 Teoria de Floquet

L'anàlisi de l'estabilitat que hem vist amb l'aplicació de Poincaré és essencialment equivalent a la teoria de Floquet, que recordarem tot seguit. Aquesta es basa en fluxos lineals, així que haurem de linealitzar sobre l'òrbita tancada γ per obtenir sistemes de la forma (1.2.2). Considerant aquest pas previ, podem suposar que treballarem amb sistemes T -periòdics de la forma (1.2.1), amb $A(t)$ matriu T -periòdica. Recordem alguns resultats bàsics de la teoria de Floquet.

Anomenem *matriu fonamental* qualsevol matriu que té per columnes n solucions linealment independents. Observem que, com que el sistema és periòdic, si $X(t)$ és una matriu fonamental, $X(t + T)$ també ho serà.

Sigui $X(t)$ una matriu fonamental del sistema T -periòdic $\dot{x} = A(t)x$. El Teorema de Floquet diu que, per a cada $t \in \mathbb{R}^n$,

$$X(t + T) = X(t)X^{-1}(0)X(T). \quad (1.8.1)$$

En particular, $B := X^{-1}(0)X(T)$ és una matriu constant, X és invertible, i se satisfà

$$B = X^{-1}(t)X(t + T), \quad \forall t. \quad (1.8.2)$$

D'altra banda, el Teorema de Floquet també assegura que, per a cada matriu C tal que $e^{TC} = X^{-1}(0)X(T)$, la matriu fonamental $X(t)$ es pot expressar de la manera següent:

$$X(t) = P(t)e^{tC}, \quad (1.8.3)$$

on $P(t)$ és una matriu T -periòdica.

Si triem X de manera que $X(0) = I$, i P tal que $P(0) = I$, usant (1.8.1) i (1.8.3), obtenim que

$$X(T) = e^{TC} = B. \quad (1.8.4)$$

El comportament de les solucions en un entorn de l'òrbita està determinat pels valors propis de $B = e^{TC}$, que és una matriu constant i s'anomena *matriu de monodromia*. Aquests valors propis $\rho_1 \dots \rho_n$, reben el nom de *multiplicadors característics*, mentre que els valors propis de C , $\mu_1 \dots \mu_n$ tals que $\rho_i = e^{\mu_i T}$, són els *exponents característics*. Els multiplicadors característics són independents de l'elecció de la matriu fonamental, i són diferents de zero. En canvi, els exponents característics no són únics, ja que si μ és exponent, per a cada $k \in \mathbb{Z}$, $\mu + 2k\pi i/T$ també ho serà. *Observació 10.* Si considerem el cas més general, en què la condició inicial està donada en $t = \tau$, i les matrius X i P en aquest punt no són necessàriament la identitat, tindrem que

$$X(\tau + T)X^{-1}(\tau) = P(\tau)e^{TC}P^{-1}(\tau) = P(\tau)BP^{-1}(\tau). \quad (1.8.5)$$

Els valors propis de la matriu de monodromia $X(\tau + T)X^{-1}(\tau)$, que són els que determinen el comportament del sistema al voltant de l'òrbita periòdica, serien igualment els de $B = e^{TC}$, ja que els valors propis de P es contraresten amb els de P^{-1} .

A partir de l'expressió de la matriu fonamental vista a (1.8.4), és fàcil veure la relació entre l'estabilitat i els multiplicadors i exponents característics.

- Si els multiplicadors característics tenen tots mòdul menor que 1 (equivalentment, si tots els exponents característics tenen part real negativa), la solució serà asimptòticament estable.
- Si els multiplicadors característics tenen mòdul menor o igual que 1 (equivalentment, si els exponents característics tenen part real no positiva), i, a més, la multiplicitat algebraica i la geomètrica coincideixen en tots els valors propis de mòdul 1 (respectivament, part real zero), aleshores la solució és estable.
- Finalment, si algun dels multiplicadors característics té mòdul més gran que 1 (equivalentment, si algun exponent característic té part real positiva), aleshores la solució és inestable.

Observem que aquesta classificació és similar a la que hem donat anteriorment en termes de la matriu A del sistema lineal. Això ens porta a la següent proposició:

Proposició 1.1. $\det(B) = \exp\left(\int_0^T \operatorname{tr} A(s) ds\right)$.

D'aquesta proposició deduïm que

$$\rho_1 \dots \rho_n = e^{\mu_1 T} \dots e^{\mu_n T} = \exp\left(\int_0^T \operatorname{tr} A(s) ds\right). \quad (1.8.6)$$

Però hem vist que també podem determinar l'estabilitat a partir dels punts fixos de l'aplicació de Poincaré. Veiem quina relació hi ha entre els dos mètodes.

Prenem un vector $v \in \mathbb{R}^n$, i sigui $X(t)$ una matriu fonamental del sistema T -periòdic (1.2.1). Per veure l'estabilitat de l'òrbita, mirem com varia v en fer una volta sencera, i ho fem aplicant v a la matriu de monodromia. El nou vector serà $v \mapsto X(T)X^{-1}(0)v$.

Si mirem l'equació (1.2.1) com una funció de l'angle θ , i prenem una secció transversal en $\theta = 0$, l'operador que acabem de definir és una aplicació de Poincaré per al sistema periòdic. Els valors propis d'aquesta aplicació, (que seran els mateixos que els de la matriu de monodromia), determinaran el comportament de v en fer una volta al llarg de l'òrbita.

Observació 11. Com abans, aquests resultats es poden generalitzar a solucions que parteixen de qualsevol $t = \tau$, no necessàriament zero.

Observació 12. Si v és un vector propi de la matriu de monodromia B , tindrem que $Bv = \lambda v$, on λv vol dir multiplicar cada component de v pel valor propi corresponent. Els valors propis definiran com variarà el vector en fer voltes a l'òrbita. Si el mòdul de v creix, voldrà dir que a cada volta ens allunyem de l'òrbita periòdica, i per tant, aquesta serà repulsora, mentre que si v es fa més petit, ens estarem apropant al cicle límit, que serà atractor.

Això és útil per estudiar com afecten petites pertorbacions a l'estabilitat del sistema. Considerem un desplaçament petit de la condició inicial en la direcció de v , i veiem com altera l'estabilitat del sistema mirant el comportament de l'aplicació de Poincaré.

Observació 13. Les funcions que hem definit al llarg d'aquesta secció poden ser complexes.

1.9 Implementació del càlcul de l'aplicació de Poincaré

Suposem que tenim un sistema qualsevol (1.1.1) amb una òrbita T -periòdica γ i amb condició inicial $x(0) = p \in \gamma$.

Sigui P l'aplicació de Poincaré definida en el punt p ; sabem que podem estudiar l'estabilitat del sistema analitzant els valors propis de P . Tot seguit veurem un mètode per trobar la matriu i els valors propis de l'aplicació, i repassarem les equacions necessàries per al seu càlcul.

Per calcular l'aplicació de Poincaré, usarem la fórmula (1.6.3), ja que en un entorn de γ podem aproximar P a partir de la seva diferencial:

$$DP(p) = \frac{\partial \phi(p, t(p))}{\partial p} + F(p) \frac{\partial t(p)}{\partial p}.$$

Els termes d'aquesta expressió, els calcularem usant (1.6.4) i (1.7.4), amb condició inicial $x_0 = p$. És a dir, el primer sumand serà la solució de l'equació variacional:

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \frac{\partial}{\partial p} \phi(t, p) = DF(\phi(t, p)) \left(\frac{\partial \phi}{\partial p}(t, p) \right) \\ \frac{\partial \phi}{\partial p}(0, p) = Id \end{cases},$$

i el segon serà el producte del camp avaluat en el punt p amb $\frac{\partial t(p)}{\partial p}$, que calcularem de la manera següent:

$$\frac{\partial t(p)}{\partial p} = - \frac{\frac{\partial}{\partial p} \phi_n(p, t(p))}{F_n(p)}.$$

Si resollem les equacions variacionals i substituïm els termes a (1.6.3), el resultat serà la matriu jacobiana de l'aplicació de Poincaré, DP , que tindrà dimensió $n \times n$. Per conveniència a l'hora de fer els càlculs, hem considerat l'aplicació de Poincaré a l'espai ambient, però tal com l'havíem definit, restringint-la a Σ , hauria de tenir dimensió $(n-1) \times (n-1)$. Això no suposa un problema perquè la secció Σ que hem pres a (1.6.2), ens permet prescindir de la fila i columna n -èssimes de la matriu, i obtenir una submatriu de mida $(n-1) \times (n-1)$ que serà la de l'aplicació de Poincaré que havíem definit originàriament. El valor propi associat a l'última fila i columna sempre valdrà 1, i la resta seran els que determinaran l'estabilitat tal com havíem vist en seccions anteriors. Ho resumim a la següent proposició:

Proposició 1.2. *Sigui γ una òrbita periòdica i $p \in \gamma$. La unió del valor propi $\{1\}$ i dels valors propis de la matriu jacobiana de l'aplicació de Poincaré en p , és igual al conjunt dels multiplicadors característics de la primera equació variacional al llarg de γ .*

Observació 14. Notem que, en dimensió 2, aquest resultat és molt útil, ja que només hi haurà 2 multiplicadors característics. Com que sabem que un dels dos sempre valdrà 1, usant (1.8.6), serà trivial trobar el multiplicador restant a partir del valor propi de la derivada de l'aplicació de Poincaré, definida en una secció transversal a γ .

En resum, a partir de les solucions del sistema linealitzat al voltant de l'òrbita periòdica trobem els multiplicadors característics, que defineixen el comportament de les solucions si apliquem una petita pertorbació que desplaça el punt inicial fora de l'òrbita. $n - 1$ d'aquests multiplicadors són els mateixos que els valors propis de DP , on P és l'aplicació de Poincaré. El multiplicador restant sempre val 1, i correspon a aplicar una pertorbació en la direcció de l'òrbita. En el nostre cas, serà l'associat a la coordenada n -èssima, ja que hem pres la secció transversal com (1.6.2).

1.10 Exemples

Anem a veure alguns exemples per fixar els conceptes que hem definit fins ara. Hem triat sistemes simples que permetin fer els càlculs analíticament perquè creiem que és convenient trobar resultats explícits relativament senzills que ajudin a entendre el comportament del sistema. Però cal remarcar que habitualment, en models de neurociència, això no serà possible i caldrà fer aproximacions numèriques, tal com farem més endavant amb un exemple pràctic.

Exemple 1.1. Suposem que volem estudiar el comportament del sistema

$$\begin{cases} \dot{x} = -y + x(1 - x^2 - y^2), \\ \dot{y} = x + y(1 - x^2 - y^2). \end{cases} \quad (1.10.1)$$

En coordenades polars, s'expressa com

$$\begin{cases} \dot{r} = r(1 - r^2), \\ \dot{\theta} = 1. \end{cases} \quad (1.10.2)$$

Buscant els punts fixos del sistema, veiem que té una solució en $r = 0$ i una òrbita periòdica en $r = 1$. La parametrització per passar a coordenades polars, té una singularitat en $r = 0$, que provoca que sigui una solució degenerada del sistema en aquestes coordenades. Tot i que l'origen és realment un punt d'equilibri del sistema original, considerar el radi igual a zero no dóna gaire joc, així que ens centrarem en l'òrbita periòdica $r = 1$.

Si ens fixem en la forma del sistema, podem intuir-ne el comportament:

$$\begin{aligned} \dot{\theta} = 1 &\Rightarrow \text{L'angle creix amb el temps a velocitat constant, i} \\ \begin{cases} \text{si } r < 1, & r(1 - r^2) > 0 \Rightarrow \text{El radi creix,} \\ \text{si } r > 1, & r(1 - r^2) < 0 \Rightarrow \text{El radi decreix.} \end{cases} \end{aligned}$$

Totes les òrbites, excepte l'origen, tendeixen cap al cicle límit $r = 1$. Si restringim el sistema sobre aquesta òrbita, queda

$$\begin{cases} \dot{r} = 0, \\ \dot{\theta} = 1. \end{cases} \quad (1.10.3)$$

El podem integrar fàcilment, i trobem que la solució és:

$$\begin{cases} r = r_0 = 1, \\ \theta = \theta_0 + t. \end{cases} \quad (1.10.4)$$

És a dir, sobre l'òrbita, el radi és constant i l'angle creix linealment amb el temps. Per comoditat, prendrem $\theta_0 = 0$ sense pèrdua de generalitat.

Hem vist que l'estabilitat del sistema vindrà determinada pels multiplicadors característics, que seran els valors propis de la matriu variacional. Per resoldre les equacions variacionals i trobar la matriu, primer hem de linealitzar el sistema usant la matriu jacobiana:

$$DF = \begin{pmatrix} 1 - 3x^2 - y^2 & -1 - 2xy \\ 1 - 2xy & 1 - x^2 - 3y^2 \end{pmatrix}. \quad (1.10.5)$$

Equivalentment, en polars

$$DF = \begin{pmatrix} -1 - r^2 - 2r^2 \cos^2 \theta & -1 - 2r^2 \cos \theta \sin \theta \\ 1 - 2r^2 \cos \theta \sin \theta & 1 - r^2 - 2r^2 \sin^2 \theta \end{pmatrix}. \quad (1.10.6)$$

Podem parametritzar l'òrbita com $\gamma(\theta) = (\cos \theta, \sin \theta)^\top$. Si hi avaluem la matriu jacobiana, obtenim

$$DF|_{r=1} = \begin{pmatrix} -2 \cos^2 \theta & -1 - 2 \cos \theta \sin \theta \\ 1 - 2 \cos \theta \sin \theta & -2 \sin^2 \theta \end{pmatrix}. \quad (1.10.7)$$

Com hem dit abans, el vector tangent a l'òrbita en un punt sempre serà solució de l'equació variacional. Si ho pensem geomètricament, qualsevol punt sobre l'òrbita tornarà a ell mateix després de cada període 2π , i el vector tangent a l'òrbita en aquell punt també tornarà a si mateix. Serà un vector propi de valor propi 1 del sistema. En aquest exemple hem pogut parametritzar explícitament el cicle límit, i per tant també podem calcular el vector tangent de manera analítica, derivant la parametrització. Serà $\phi_2 = \gamma' = (-\sin \theta, \cos \theta)^\top$.

Comprovem que efectivament és solució de (1.7.4). Com que estem sobre l'òrbita, hem d'usar la matriu (1.10.7):

$$\begin{aligned} DF \cdot \phi_2 &= \begin{pmatrix} (-2 \cos^2 \theta)(-\sin \theta) + (-1 - 2 \cos \theta \sin \theta) \cos \theta \\ (1 - 2 \cos \theta \sin \theta)(-\sin \theta) + (-2 \sin^2 \theta) \cos \theta \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 2 \cos^2 \theta \sin \theta - \cos \theta - 2 \cos^2 \theta \sin \theta \\ -\sin \theta + 2 \cos \theta \sin^2 \theta - 2 \cos \theta \sin^2 \theta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\cos \theta \\ -\sin \theta \end{pmatrix} = \phi_2'. \end{aligned} \quad (1.10.8)$$

Tal com esperàvem, la derivada de la solució periòdica és solució de l'equació variacional. Té associat el multiplicador característic $\rho_2 = 1$ o, equivalentment, l'exponent característic $\mu_2 = 0$.

Ara volem trobar una altra solució. Per fer-ho, aplicarem la teoria de Floquet al sistema linealitzat. La traça de la matriu jacobiana val -2 i, per (1.8.6), tenim que

$$e^{\mu_1 2\pi} e^{\mu_2 2\pi} = e^{\int_0^{2\pi} -2 ds} = e^{-4\pi} \Rightarrow \mu_1 + \mu_2 = -2.$$

Sabem que sempre hi ha un dels exponents característics que val 0, aquell associat amb la derivada de l'òrbita. En el nostre exemple és μ_2 , que hem calculat anteriorment, i d'aquí trobem que $\mu_1 = -2$. Equivalentment, sempre hi ha un multiplicador característic que val 1, ρ_2 , i per tant $\rho_1 = e^{-4\pi}$.

És una pista sobre com serà l'altra solució de l'equació variacional. En el nostre cas, és relativament senzill buscar una estimació i comprovar que és solució de l'equació. Prenem $\phi_1(\theta) = e^{-2\theta}(\cos \theta, \sin \theta)^\top$ i veiem que ho és:

$$DF \cdot \phi_1(t) = e^{-2\theta} \begin{pmatrix} -2 \cos^3 \theta - \sin \theta - 2 \cos \theta \sin^2 \theta \\ \cos \theta - 2 \cos^2 \theta \sin \theta - 2 \sin^3 \theta \end{pmatrix} = e^{-2\theta} \begin{pmatrix} -\sin \theta - 2 \cos \theta \\ \cos \theta - 2 \sin \theta \end{pmatrix}, \quad (1.10.9)$$

que és exactament $\phi_1'(\theta)$. Ara que hem trobat dues solucions linealment independents de l'equació variacional, podem construir una matriu fonamental del variacional:

$$\phi(\theta) = \begin{pmatrix} e^{-2\theta} \cos \theta & -\sin \theta \\ e^{-2\theta} \sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix}. \quad (1.10.10)$$

També se satisfà la segona equació variacional: $\phi(0) = \mathbb{1}$.

Avaluem en el període $\theta = T = 2\pi$ per trobar la matriu B definida a (1.8.4):

$$B = \phi(T) = \begin{pmatrix} e^{-4\pi} & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}. \quad (1.10.11)$$

A partir d'aquesta matriu observem dues coses:

1. La segona columna indica que el vector tangent a l'òrbita, ϕ_2 , es manté invariant quan es fa una volta sencera a l'òrbita.
2. El multiplicador característic associat a ϕ_1 té mòdul menor que 1. Això implica que es fa més petit després de fer la volta, perquè passa a valdre $e^{-4\pi}\phi_1$. Aquest fet ens indica que s'apropa al cicle límit i que, per tant, aquest serà estable.

En resum, estem mirant com varien els vectors propis quan s'ha completat una volta sencera sobre el cicle límit T -periòdic. El mòdul del valor propi diferent de 1 dóna informació sobre el comportament de les solucions en aquell punt. Si és major que 1, a cada volta el mòdul del vector augmentarà. Vol dir que ens allunyem del punt i estem sobre una òrbita repulsora. Si és menor que 1, el vector propi associat s'escurçarà a cada volta, i l'òrbita serà atractora.

La matriu fonamental que hem construït sempre té un multiplicador característic que val 1, aquell associat amb la direcció de l'òrbita. Si no tenim en compte aquella direcció i construïm una base de mida $n-1$, la resta de multiplicadors característics són exactament els valors propis de l'aplicació de Poincaré. Indirectament, el que estem fent és construir la secció transversal. A la secció 2.1 veurem la importància que té prendre la secció de Poincaré en la direcció dels vectors propis de les equacions variacionals.

A continuació ens ocuparem d'una generalització del sistema vist a l'exemple anterior, que ens servirà també més endavant per il·lustrar altres conceptes.

Exemple 1.2. Donats $\alpha > 0$ i $a \geq 0$ dos paràmetres, tenim el següent sistema:

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x(1 - (x^2 + y^2)) - y(1 + \alpha a(x^2 + y^2)) \\ \dot{y} = \alpha y(1 - (x^2 + y^2)) + x(1 + \alpha a(x^2 + y^2)). \end{cases} \quad (1.10.12)$$

En coordenades polars, és:

$$\begin{cases} \dot{r} = \alpha r(1 - r^2) \\ \dot{\theta} = 1 + \alpha a r^2. \end{cases} \quad (1.10.13)$$

Observem que és similar al sistema (1.10.3), però amb la complexitat afegida de què la hiperbolicitat del cycle límit és variable i la velocitat de l'angle depèn del radi. Com abans, el cycle límit correspon a $r = 1$, i sobre l'òrbita el sistema és

$$\begin{cases} \dot{r} = 0 \\ \dot{\theta} = 1 + \alpha a. \end{cases} \quad (1.10.14)$$

El podem integrar, obtenint la dinàmica

$$\begin{cases} r = r_0 \\ \theta = \theta_0 + (1 + \alpha a)t. \end{cases} \quad (1.10.15)$$

Per comoditat, prendrem $r_0 = 1$ i $\theta_0 = 0$. Observem que el radi es manté constant i el període sobre el cycle límit és $T = \frac{2\pi}{1+\alpha a}$.

Calculem la matriu jacobiana i l'avaluem sobre l'òrbita:

$$DF|_{r=1} = \begin{pmatrix} 2\alpha x(-x - ay) & -1 - a\alpha + 2\alpha y(-x - ay) \\ 1 + a\alpha + 2\alpha x(ax - y) & 2\alpha y(ax - y) \end{pmatrix}. \quad (1.10.16)$$

El cycle límit ve parametritzat per $\gamma(t) = \{(\cos((1 + \alpha a)t), \sin((1 + \alpha a)t)) \mid t \in [0, \frac{2\pi}{(1+\alpha a)}]\}$. Per simplificar la notació definim $\lambda := (1 + \alpha a)$; en polars, la matriu jacobiana sobre l'òrbita és $DF(\gamma(t)) =$

$$\begin{pmatrix} 2\alpha \cos(\lambda t)(-\cos(\lambda t) - a \sin(\lambda t)) & -\lambda + 2\alpha \sin(\lambda t)(-\cos(\lambda t) - a \sin(\lambda t)) \\ \lambda + 2\alpha \cos(\lambda t)(a \cos(\lambda t) - \sin(\lambda t)) & 2\alpha \sin(\lambda t)(a \cos(\lambda t) - \sin(\lambda t)) \end{pmatrix}. \quad (1.10.17)$$

La traça de la matriu és -2α que, com hem vist abans, és igual a la suma dels multiplicadors característics: $\mu_1 + \mu_2 = -2\alpha$. Però sabem que sempre hi ha un multiplicador que val zero, aquell associat a la direcció tangent de l'òrbita. En el nostre cas, suposarem que és μ_2 .

La derivada de la parametrització de l'òrbita és $\phi_2(t) = \gamma'(t) = (1 + \alpha a)(-\sin((1 + \alpha a)t), \cos((1 + \alpha a)t))^T$, que ja sabem que satisfà l'equació variacional (1.7.4):

$$DF \cdot \phi_2 = (1 + \alpha a)^2 \begin{pmatrix} -\cos((1 + \alpha a)t) \\ -\sin((1 + \alpha a)t) \end{pmatrix} = \phi_2'. \quad (1.10.18)$$

Però, per ser solució, també ha de satisfer $\phi_2(0) = (0, 1)$. Caldrà normalitzar-la, i finalment la primera solució del variacional serà, fent abús de notació,

$$\phi_2(t) = (-\sin((1 + \alpha a)t), \cos((1 + \alpha a)t))^T. \quad (1.10.19)$$

Ara hem de buscar una altra solució del variacional que sigui linealment independent amb ϕ_2 . Sabem que estarà associada al valor propi -2α , però tot i així, no és senzill trobar-la. No hi ha un mètode establert, sinó que cal plantejar una hipòtesi i veure si satisfà les equacions. En aquest cas, podem intuir que serà una combinació lineal de sinus i cosinus amb el terme $e^{-2\alpha t}$ multiplicant. Imposarem que sigui solució per anar ajustant els paràmetres, fins a trobar la ϕ_1 que necessitem.

Amb aquest procediment, hem trobat

$$\begin{aligned}\phi_1(t) = & (e^{-2\alpha t} \cos((1 + \alpha a)t) - a(1 - e^{-2\alpha t} \sin((1 + \alpha a)t), \\ & e^{-2\alpha t} \sin((1 + \alpha a)t) + a(1 - e^{-2\alpha t} \cos((1 + \alpha a)t)^\top.\end{aligned}$$

Comprovem que satisfà les equacions variacionals:

$$\begin{aligned}DF \cdot \phi_1 = & \begin{pmatrix} 2\alpha e^{-2\alpha t}(-\cos(\lambda t) - a \sin(\lambda t)) - \lambda e^{-2\alpha t} \sin(\lambda t) - \lambda a(1 - e^{-2\alpha t}) \cos(\lambda t) \\ 2\alpha e^{-2\alpha t}(a \cos(\lambda t) - \sin(\lambda t)) + \lambda e^{-2\alpha t} \cos(\lambda t) - \lambda a(1 - e^{-2\alpha t}) \sin(\lambda t) \end{pmatrix} = \phi_1',\end{aligned}\tag{1.10.20}$$

tal com volem, i a més, $\phi_1(0) = (1, 0)$.

Finalment, podem construir una matriu fonamental del variacional:

$$\begin{aligned}\phi(t) = & (\phi_1(t), \phi_2(t)) = \\ & \begin{pmatrix} e^{-2\alpha t} \cos((1 + \alpha a)t) - a(1 - e^{-2\alpha t}) \sin((1 + \alpha a)t) & -\sin((1 + \alpha a)t) \\ e^{-2\alpha t} \sin((1 + \alpha a)t) + a(1 - e^{-2\alpha t}) \cos((1 + \alpha a)t) & \cos((1 + \alpha a)t) \end{pmatrix},\end{aligned}\tag{1.10.21}$$

i avaluar-la en el període $T = \frac{2\pi}{1+\alpha a}$ per trobar la matriu de monodromia:

$$B = \phi(T) = \begin{pmatrix} e^{\frac{-4\alpha\pi}{1+\alpha a}} & 0 \\ a(1 - e^{\frac{-4\alpha\pi}{1+\alpha a}}) & 1 \end{pmatrix}.\tag{1.10.22}$$

Aquesta matriu no és diagonal, però podem trobar fàcilment els seus multiplicadors característics: són 1, com ja sabíem, i $e^{\frac{-4\alpha\pi}{1+\alpha a}}$. El valor propi diferent de 1 té mòdul més petit que 1, i això vol dir que el cicle límit $r = 1$ és atractor.

Capítol 2

Corbes isòcrones i funcions de resposta

Ara que ja tenim la base teòrica de sistemes dinàmics necessària, ens interessa estudiar com podem alterar el comportament d'un sistema amb petites pertorbacions prop d'un cicle límit.

El moviment d'un oscil·lador sobre un cicle límit hiperbòlic es pot descriure completament a partir de la variació de l'angle. A la propera secció veurem que, sota condicions genèriques, podrem definir la fase també fora del cicle límit, fet que ens permetrà estudiar com es comporta el sistema en un entorn d'aquest. Les definicions que veurem es poden trobar amb més detall a [4] o [5].

2.1 Isòcrones d'un cicle límit

Considerem un sistema autònom d'equacions diferencials

$$\dot{x} = F(x), \quad x \in U \subseteq \mathbb{R}^n, n \geq 2, \quad (2.1.1)$$

amb una òrbita periòdica γ de període T , parametritzada per $\theta = t/T$ per tenir període 1.

Definició 2.1. Sigui $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ un domini obert que conté γ . Diem que un punt $q \in \Omega$ està en *fase asimptòtica* amb un altre punt $p \in \gamma$ si

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} |\phi_t(q) - \phi_t(p)| = 0, \text{ o bé}$$

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} |\phi_t(q) - \phi_t(p)| = 0,$$

on ϕ_t és el flux associat al camp vectorial F .

El conjunt de punts que tenen la mateixa fase asimptòtica s'anomena *isòcrona*.

Definició 2.2. Direm que el cicle límit γ és *isòcron* si existeix un entorn obert Ω que conté γ i tal que cada punt de Ω està en fase amb un punt de γ .

D'aquesta manera podem estendre la noció de fase d'oscil·lació fora del cicle límit, a un entorn de la regió d'atracció d'aquest. És a dir, en un entorn Ω del cicle límit γ existeix una única funció escalar

$$\begin{aligned}\Theta : \Omega \subset \mathbb{R}^n &\rightarrow \mathbb{T} = [0, 1) \\ x &\mapsto \Theta(x)\end{aligned}\tag{2.1.2}$$

tal que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty(-\infty)} |\phi_t(x) - \gamma(t/T + \Theta(x))| = 0.$$

El valor Θ s'anomena *fase asimptòtica* de x , i les isòcrones seran els conjunts de nivell de Θ .

En els últims anys han aparegut diversos resultats relacionats amb l'existència d'isòcrones, una part important dels quals es basa en conceptes de geometria diferencial. En aquest treball no s'ha cregut necessari entrar-hi, ja que ens hem restringit a determinats casos on l'existència d'isòcrones es pot determinar a partir d'altres resultats, tal com veurem tot seguit. Si el lector està interessat en conèixer resultats més generals, pot acudir a [6] o [7]. Enunciem un resultat important per saber quan té sentit calcular les isòcrones:

Proposició 2.1. *Un cicle límit γ d'un camp vectorial \mathcal{C}^2 a \mathbb{R}^n és isòcron si, i només si:*

$$\begin{cases} \text{és hiperbòlic,} \\ \text{ó bé} \\ \text{és no-hiperbòlic i satisfà } \pi''(p) \neq 0 \text{ i } \tau'(p) = 0, \end{cases}$$

on, donada una secció transversal Σ en el punt $p \in \gamma$, τ és el temps de primer retorn associat a l'aplicació de Poincaré π corresponent.

D'ara endavant, ens situem en el cas en què el cicle límit és hiperbòlic.

Observem que les isòcrones són T -invariants per al flux ϕ_t , ja que $\phi_T(q)$ pertany a la isòcrona de q , $\forall q$. De fet, són un cas particular de secció Poincaré: tenen la peculiaritat que el temps de primer retorn per qualsevol punt sobre la isòcrona sempre val T .

Observació 15. Considerem els $n - 1$ vectors propis de la matriu fonamental B de (1.8.4) associats als $n - 1$ valors propis diferents de 1. Si prenem una secció transversal Σ en $p \in \gamma$ tangent a l'hiperplà format per aquests $n - 1$ vectors, i considerem l'aplicació de Poincaré corresponent, en tot punt el temps de primer retorn serà igual al període T . Per tant, Σ definida d'aquesta manera és tangent a la isòcrona de p .

El formalisme matemàtic per al càlcul d'isòcrones es basa en les simetries de Lie, com es pot veure a [6]. Però en el cas d'un cicle límit hiperbòlic *estable*, les isòcrones corresponen a les làmines de la varietat estable, ja que, donat un punt x_0 sobre el cicle límit, per definició, la varietat estable de x_0 és la unió dels punts que tenen la seva mateixa fase, és a dir, la isòcrona. Per tant, el seu càlcul es redueix doncs a calcular varietats estables. En el cas d'un cicle límit hiperbòlic *inestable*, és suficient revertir el temps.

A la següent secció veurem que existeix un mètode per parametritzar varietats invariants al voltant d'un cicle límit, que ens permetrà calcular les isòcrones en el cas hiperbòlic.

2.2 El mètode de la parametrització

Suposem que tenim un sistema (2.1.1) amb $n = 2$, que té una òrbita periòdica hiperbòlica estable γ . Hem vist que per a calcular-ne les isòcrones és suficient trobar la varietat estable de γ . Tot seguit donarem un mètode per a trobar una parametrització de la varietat, a partir de la qual podrem calcular les isòcrones. Com hem dit, ens restringim al cas hiperbòlic; per veure resultats més generals, així com la deducció i demostració d'aquest mètode, veure [8] o [9].

La idea principal d'aquest mètode és parametritzar la varietat estable de manera que la dinàmica del sistema sobre la varietat expressada en les noves coordenades sigui el més senzilla possible i ens permeti trobar-la. Tot i que el mètode és vàlid en dimensió arbitrària, nosaltres ens centrarem en varietats 2-dimensionals.

Busquem una parametrització K de la varietat estable del sistema en termes de θ , variable de fase sobre el cicle límit, i de σ , que es mou al llarg de la isòcrons, en direcció transversal al cicle límit.

És a dir, busquem un difeomorfisme

$$\begin{aligned} K : \mathbb{T} \times U \subset \mathbb{T} \times \mathbb{R} &\rightarrow \mathbb{R}^2 \\ (\theta, \sigma) &\mapsto K(\theta, \sigma) \end{aligned} \tag{2.2.1}$$

on U és un interval obert que conté el 0. A més, ha de satisfer l'equació d'invariància

$$\left(\frac{1}{T} \frac{\partial}{\partial \theta} + \frac{\mu \sigma}{T} \frac{\partial}{\partial \sigma} \right) K(\theta, \sigma) = F(K(\theta, \sigma)), \tag{2.2.2}$$

on T és el període del cicle límit i μ l'exponent característic de l'òrbita periòdica. Finalment, volem que quan $\sigma = 0$, $K(\theta, 0) = \gamma(\theta)$, $\forall \theta$, on $\gamma(\theta)$ és la parametrització de l'òrbita γ en termes de l'angle.

Observació 16. En general serà difícil trobar la K analíticament, i haurem d'aplicar mètodes numèrics per a aproximar-la.

A [8], els autors presenten un mètode per a calcular-la formalment i en demostren la convergència, a partir del seu desenvolupament en sèrie de potències:

$$K(\theta, \sigma) = \sum_{n=0}^{\infty} K_n(\theta) \sigma^n. \tag{2.2.3}$$

Per trobar els coeficients K_n cal imposar que se satisfaci l'equació d'invariància (2.2.2), igualant els termes amb la mateixa potència.

Fent el canvi de variable donat per K , l'expressió del sistema (2.1.1) en les noves coordenades (θ, σ) serà

$$\begin{cases} \dot{\theta} = 1/T \\ \dot{\sigma} = \mu \sigma / T. \end{cases} \tag{2.2.4}$$

És a dir, parametritzant per K , l'angle varia a velocitat constant $1/T$, mentre que la posició sobre la isòcrons ve donada per una funció exponencial. Si integrem el sistema (2.2.4), trobem que $\phi_t(K(\theta, \sigma)) = K(\theta + t/T, \sigma e^{(\mu/T)t})$. El signe de μ determinarà si les òrbites $K(\theta_0, \sigma)$ per qualsevol $\sigma \in U$ s'apropen o s'allunyen exponencialment ràpid a l'òrbita de $K(\theta_0, 0)$, que correspon al punt $\gamma(\theta_0)$ sobre el cicle límit original.

Finalment, si $\mu < 0$, tindrem que $\{K(\theta_0, \sigma) | \sigma \in U\} \subseteq W_{\gamma(\theta_0)}^s$, i el punt $K(\theta_0, \sigma)$ està contingut en la isòcrons de $\gamma(\theta_0)$.

2.3 Funcions de resposta de fase i d'amplitud

Per estudiar l'efecte que pot causar un estímul sobre la fase d'un oscil·lador, el mètode més difós és analitzant la *Corba de resposta de fase*, coneguda en la literatura com a *PRC* pel seu acrònim en anglès, que es troba pertorbant l'oscil·lador amb un breu estímul i mesurant el desplaçament de fase resultant respecte la fase del sistema no pertorbat. Formalment, podem escriure aquesta variació en l'angle com

$$\Delta\Theta = (T - T_{nou})/T, \quad (2.3.1)$$

on T_{nou} és el període del cicle límit pertorbat.

Clàssicament, les *PRC* es descriuen en termes de l'amplitud de l'estímul i de la fase en què aquest s'aplica, però aquesta només és vàlida si es tracta de pertorbacions suaus, amb distància llarga entre els estímuls i ràpida convergència cap al cicle, per permetre al sistema tornar-hi abans de rebre el següent impuls. Si volem estudiar com varia la fase fora del cicle límit, en el temps de transició entre un estímul i el següent quan el sistema encara no s'ha relaxat cap a l'òrbita original, hem d'estendre el concepte de *PRC* a dues dimensions, i ho podem fer en un entorn del cicle límit gràcies a les isòcrons.

Considerem un sistema de la forma (2.1.1) amb un cicle límit estable γ de període T . Suposem que apliquem una pertorbació infinitesimal, un pols que desplaça la trajectòria del cicle límit en una direcció donada w . El sistema resultant és

$$\dot{x} = F(x) + \varepsilon w \delta(t - t_s), \quad (2.3.2)$$

on $\varepsilon \ll 1$ i $\delta(t)$ és la delta de Dirac.

Es produeix, en primer lloc, un desplaçament de fase, que pot ser de retard o d'avançament respecte a la fase d'oscil·lació, segons el moment t_s en què apliquem l'estímul.

Anomenem aquest desplaçament de fase generat per la pertorbació *Funció de resposta de fase* o *PRF*, que es pot mesurar com

$$PRF(x) = D_w \Theta(x) = \langle w, \nabla \Theta \rangle, \quad (2.3.3)$$

on Θ és la fase definida a (2.1.2).

Les pertorbacions poden ser en qualsevol direcció, però és habitual estudiar les *PRF* d'aquells desplaçaments en direcció d'un dels vectors bàsics de \mathbb{R}^n . En models neuronals, sovint es pren l'estímul en la direcció del voltatge v , és a dir, donat $x \in \gamma$,

$$PRF(x) = \partial\Theta(x)/\partial v. \quad (2.3.4)$$

Hem definit el desplaçament de fase, però l'estímul provoca també un desplaçament transversal: fa variar, a més de la fase θ , també la variable σ , que anomenem *amplitud* i que mesura una certa distància respecte el cicle límit, calculada sobre la isòcrons.

Observació 17. Per mesurar la distància entre l'òrbita pertorbada i el cicle límit inicial no mirem la distància més curta, sinó que la mesurem sobre la isòcrons, ja que així la fase es manté constant.

Definim formalment aquest desplaçament transversal, tal com apareix a [5]. Donat un difeomorfisme K com a (2.2.1), i un entorn U del cicle límit γ , existeix una única funció Σ

$$\begin{aligned} \Sigma : U \subset \mathbb{R}^2 &\rightarrow \mathbb{R} \\ x &\mapsto \Sigma(x) \end{aligned} \quad (2.3.5)$$

definida com

$$\Sigma(\phi_t(x)) = \Sigma(x)e^{t/T}.$$

Podem definir, de manera anàloga a la *PRF*, la *Funció de resposta d'amplitud* o *ARF*:

$$ARF(x) = D_w \Sigma(x) = \langle w, \nabla \Sigma \rangle. \quad (2.3.6)$$

Com abans, en models per a la neurociència acostumem a calcular les *ARF* de les pertorbacions en direcció del voltatge V : donat $x \in \gamma$,

$$ARF(x) = \partial \Sigma(x) / \partial V. \quad (2.3.7)$$

Resumint, la *PRF* i la *ARF* mesuren el desplaçament produït per una pertorbació, en funció de la fase θ i de la distància al cicle límit σ , calculada sobre la isòcrons del punt que rep la pertorbació. D'aquesta manera, hem generalitzat el concepte de *PRC*, que pressuposa sempre $\sigma = 0$, per estendre'l als casos en què encara no s'ha tornat a l'òrbita després rebre l'estímul.

2.4 Exemples

Veiem ara un exemple del mètode de la parametrització, reprenent el sistema de l'Exemple 1.2., que ens servirà per calcular les isòcrones i les *PRF* i *ARF*. Com hem dit abans, trobar la parametrització analíticament és complicat, per això hem triat un sistema en què aquesta ja és coneguda.

Exemple 2.1. Anomenem F el camp en coordenades polars:

$$F(r, \varphi) = (\alpha r(1 - r^2), 1 + \alpha ar^2). \quad (2.4.1)$$

Recordem també la seva expressió en cartesianes:

$$\begin{cases} \dot{x} = \alpha x(1 - (x^2 + y^2)) - y(1 + \alpha a(x^2 + y^2)) \\ \dot{y} = \alpha y(1 - (x^2 + y^2)) + x(1 + \alpha a(x^2 + y^2)). \end{cases} \quad (2.4.2)$$

Abans hem vist que té un cicle límit en $r = 1$ de període $T = \frac{2\pi}{1+\alpha a}$.

Per [5], sabem que la parametrització (2.2.1) que busquem és:

$$K(\theta, \sigma) = \left(\sqrt{\frac{1}{1-2\alpha\sigma}} \cos(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)), \right. \\ \left. \sqrt{\frac{1}{1-2\alpha\sigma}} \sin(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) \right), \quad (2.4.3)$$

amb $\theta \in [0, 1)$ i $\sigma > 1/(2\alpha)$. Tot seguit, donarem una demostració pròpia d'aquest resultat.

Per tal de simplificar els càlculs, la passarem a coordenades polars. Es té:

$$\begin{cases} r^2 = x^2 + y^2 = \frac{1}{1-2\alpha\sigma} \cos^2(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) \\ \quad + \frac{1}{1-2\alpha\sigma} \sin^2(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) \implies r = \sqrt{\frac{1}{1-2\alpha\sigma}}, \\ \varphi = \arctan(y/x) = \arctan\left(\frac{\sin(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma))}{\cos(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma))}\right) = 2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma), \end{cases} \quad (2.4.4)$$

i la parametrització queda:

$$(r, \varphi) = \tilde{K}(\theta, \sigma) = \left(\sqrt{\frac{1}{1-2\alpha\sigma}}, 2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma) \right). \quad (2.4.5)$$

Comprovem que se satisfà l'equació d'invariància (2.2.2), on T és el període i $\mu = -2\alpha$ és l'exponent característic de l'òrbita, que havíem calculat a l'Exemple 1.2. Per conveniència, en lloc de buscar un camp de la forma (2.2.4), en buscarem un que sigui conjugat d'aquest llevat d'una constant, és a dir, de la forma

$$\begin{cases} \dot{\theta} = 1/T = \frac{1+\alpha a}{2\pi} \\ \dot{\sigma} = \mu\sigma = -2\alpha\sigma. \end{cases} \quad (2.4.6)$$

Tenim que:

$$\frac{1}{T} \frac{\partial \tilde{K}}{\partial \theta} + \mu\sigma \frac{\partial \tilde{K}}{\partial \sigma} = \frac{1}{2\pi/(1+\alpha a)} (0, 2\pi) - 2\alpha\sigma \left(\frac{\alpha}{(1-2\alpha\sigma)^{3/2}}, \frac{-a\alpha}{1-2\alpha\sigma} \right) = \\ \left(\frac{-2\alpha^2\sigma}{(1-2\alpha\sigma)^{3/2}}, (1+\alpha a) + \frac{2a\alpha^2\sigma}{1-2\alpha\sigma} \right) = \left(\frac{-2\alpha^2\sigma}{(1-2\alpha\sigma)^{3/2}}, \frac{1-2\alpha\sigma+\alpha a}{1-2\alpha\sigma} \right). \quad (2.4.7)$$

I d'altra banda,

$$F(\tilde{K}(\theta, \sigma)) = \left(\alpha \frac{1}{\sqrt{1-2\alpha\sigma}} \left(1 - \frac{1}{1-2\alpha\sigma} \right), 1 + \alpha a \frac{1}{1-2\alpha\sigma} \right) = \left(\frac{\alpha}{\sqrt{1-2\alpha\sigma}} - \frac{a}{(1-2\alpha\sigma)^{3/2}}, 1 + \frac{\alpha a}{1-2\alpha\sigma} \right) = \left(\frac{-2\alpha^2\sigma}{(1-2\alpha\sigma)^{3/2}}, \frac{1-2\alpha\sigma+\alpha a}{1-2\alpha\sigma} \right) \quad (2.4.8)$$

que, com veiem, és igual a (2.4.7), i per tant se satisfà l'equació d'invariància.

Podem trobar les isòcrones fixant l'angle $\theta = \theta_0$. La isòcrona del punt $\gamma(\theta_0)$ serà $\tilde{K}(\theta_0, \sigma)$. A la Figura 4.4 podem veure algunes de les isòcrones d'aquest sistema, calculades numèricament.

Ara calcularem la *PRF* i l'*ARF* del sistema. Podem trobar explícitament la inversa de \tilde{K} :

$$\tilde{K}^{-1}(r, \varphi) = \left(\frac{1}{2\pi} \left(\varphi - \frac{a}{2} \ln \left(\frac{1}{r^2} \right) \right), \frac{1}{2\alpha} \left(1 - \frac{1}{r^2} \right) \right). \quad (2.4.9)$$

Derivant, i substituint les expressions de \dot{r} i $\dot{\varphi}$ donades per F tenim:

$$(\dot{\theta}, \dot{\sigma}) = \left(\frac{1}{2\pi} \left(\dot{\varphi} + \frac{a\dot{r}}{r} \right), \frac{\dot{r}}{\alpha r^3} \right) = \left(\frac{1}{2\pi} (1 + \alpha a), \frac{1}{r^2} - 1 \right) = \left(\frac{1}{T}, -2\alpha\sigma \right), \quad (2.4.10)$$

tal com ens assegurava (2.2.4), llevat d'una constant.

Usant (2.4.9) i (2.4.4), podem escriure \tilde{K}^{-1} com

$$K^{-1}(x, y) = ((\Theta(x, y), \Sigma(x, y)), \quad (2.4.11)$$

on

$$\Theta(x, y) = \frac{1}{2\pi} \left(\varphi - \frac{a}{2} \ln \frac{1}{r^2} \right), \quad \Sigma(x, y) = \frac{1}{2\alpha} \left(1 - \frac{1}{r^2} \right) \quad (2.4.12)$$

són les funcions definides a (2.1.2) i (2.3.5). Equivalentment, en coordenades cartesianes

$$\begin{aligned} \Theta(x, y) &= \frac{1}{2\pi} (\arctan(y/x) - \frac{a}{2} \ln \frac{1}{x^2+y^2}) = \frac{1}{2\pi} (\arctan(y/x) + \frac{a}{2} \ln(x^2 + y^2)) \\ \Sigma(x, y) &= \frac{1}{2\alpha} \left(1 - \frac{1}{x^2+y^2} \right). \end{aligned} \quad (2.4.13)$$

Es té

$$\begin{aligned} \nabla\Theta(x, y) &= \left(\frac{1}{2\pi} \left(\frac{-yx^{-2}}{1+(y/x)^2} + \frac{a}{2} \frac{2x}{x^2+y^2} \right), \frac{1}{2\pi} \left(\frac{1/x}{1+(y/x)^2} + \frac{a}{2} \frac{2y}{x^2+y^2} \right) \right) = \\ &= \left(\frac{1}{2\pi} \left(\frac{-y}{x^2+y^2} + \frac{ax}{x^2+y^2} \right), \frac{1}{2\pi} \left(\frac{x}{x^2+y^2} + \frac{ay}{x^2+y^2} \right) \right) = \\ &= \frac{1}{2\pi(x^2+y^2)} (-y+ax, x+ay) \\ \nabla\Sigma(x, y) &= \left(\frac{-1}{2\alpha} (-2x(x^2+y^2)^{-2}), \frac{-1}{2\alpha} (-2y(x^2+y^2)^{-2}) \right) = \\ &= \left(\frac{x}{\alpha(x^2+y^2)^2}, \frac{y}{\alpha(x^2+y^2)^2} \right) = \frac{1}{\alpha(x^2+y^2)^2} (x, y). \end{aligned} \quad (2.4.14)$$

Si tornem a fer el canvi a coordenades polars (r, ϕ) , i avaluem en un punt $\tilde{K}(\theta, \sigma)$, usant (2.4.4), obtenim la següent expressió:

$$\begin{aligned}\nabla\Theta(\tilde{K}(\theta, \sigma)) &= \frac{1}{2\pi r^2} (-r \sin \varphi + a \cos \varphi, \cos \varphi + a \sin \varphi) = \\ &= \frac{\sqrt{1-2\alpha\sigma}}{2\pi} \left(-\sin(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) + a \cos(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)), \right. \\ &\quad \left. \cos(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) + a \sin(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) \right) \\ \nabla\Sigma(\tilde{K}(\theta, \sigma)) &= \frac{1}{\alpha r^4} (r \cos \varphi, r \sin \varphi) = \\ &= \frac{(1-2\alpha\sigma)^{3/2}}{\alpha} \left(\cos(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)), \sin(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) \right).\end{aligned}\tag{2.4.15}$$

Per trobar la *PRF* i la *ARF* cal fer el producte escalar dels gradients anteriors en la direcció de l'estímul, tal com indica (2.3.3) i (2.3.6). Com s'ha dit abans, en neurociència típicament es pren l'estímul en la direcció del voltatge de membrana, que definirem més endavant, però que en aquest cas és $(1, 0)$. Tindrem que:

$$\begin{aligned}PRF(\tilde{K}(\theta, \sigma)) &= \frac{\sqrt{1-2\alpha\sigma}}{2\pi} \left(-\sin(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) + \right. \\ &\quad \left. a \cos(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) \right) \\ ARF(\tilde{K}(\theta, \sigma)) &= \frac{(1-2\alpha\sigma)^{3/2}}{\alpha} \left(\cos(2\pi\theta + \frac{1}{2}a \ln(1-2\alpha\sigma)) \right).\end{aligned}\tag{2.4.16}$$

Gràcies a la *PRF* i la *ARF* que hem trobat, podrem saber com afectaran al cicle límit del sistema petites pertorbacions que el desplacin fora de l'òrbita. Ho veurem al Capítol 4, on farem una simulació numèrica d'aquest exemple.

Tot i que l'objectiu és aplicar els resultats a un model representatiu de neurociència, els models més realistes acostumen a tenir expressions complexes que dificulten la seva implementació numèrica. Per aquest motiu, tot i que farem algunes simulacions d'un model que descriu el moviment d'una neurona, alguns dels resultats que calcularem es limitaran al sistema que acabem de veure.

Capítol 3

Elements de neurobiologia i models bàsics de neurona

Fins ara, ens hem centrat en la part *matemàtica* que hi ha al darrere del moviment d'un oscil·lador, però l'objectiu final d'aquest treball és aplicar aquests resultats a models de neurociència, i estudiar com es pot millorar el coneixement dels canvis de fase en experiments. Com que el moviment d'una neurona es pot modelitzar mitjançant una equació diferencial, podrem aplicar la teoria de sistemes dinàmics que hem vist fins ara per estudiar les solucions i els estats d'aquesta equació, i en conseqüència, posar a prova els mètodes que es podrien aplicar amb dades reals.

Tot i que les dues parts poden funcionar per separat, creiem que és interessant relacionar els conceptes i definir els equivalents biològics als comportaments que determinem matemàticament. Aquest capítol serà una introducció als elements i relacions neuronals paral·lels als que hem vist fins ara. No entrarem en detall, perquè suposaria una dificultat important afegida, més enllà de l'objectiu d'aquest treball, però donarem les idees principals per entendre els corresponents neuronals dels models matemàtics que hem estudiat. Veurem entre altres coses, la composició i el funcionament d'una neurona, i els processos dinàmics que duen a terme. Per a tenir una visió més completa del model biològic que hi ha al darrere, adrecem el lector a [4] i [10], textos especialitzats en matemàtica neurològica.

3.1 Estructura de la neurona

Una *neurona* és un tipus de cèl·lula nerviosa que pot transmetre un impuls elèctric que permet la comunicació i el processament d'informació del cervell cap a tot el cos. Cadascuna d'aquestes cèl·lules està formada per diferents parts, que definirem breument a continuació, per ajudar a entendre com té lloc la comunicació entre neurones.

Cada neurona està delimitada per la *membrana neuronal*, que separa l'interior de l'exterior. A la part interna, hi trobem una regió central anomenada *soma* que conté el *nucli* amb la informació genètica, i hi trobem també el *citoplasma*, format pels

diferents òrgans cel·lulars que permeten a la cèl·lula desenvolupar les seves funcions principals. A la part exterior del soma, hi ha l'*axó* i les *dendrites*. El primer actua com un cable que transmet informació entre neurones, mentre que les segones són semblants a antenes que reben la informació.

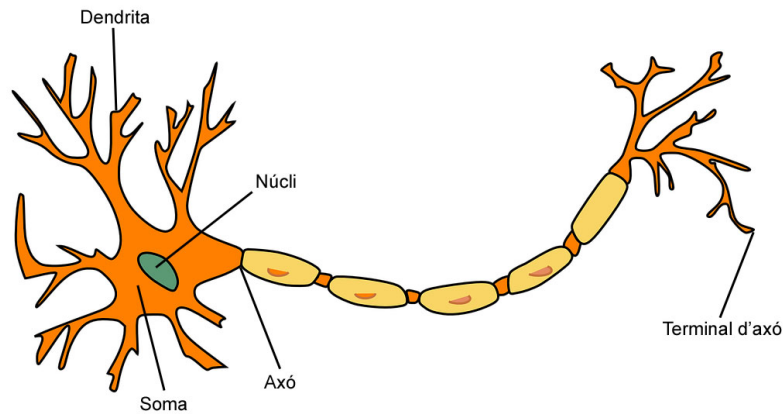


Figura 3.1: Parts principals d'una neurona. Extreta de [11].

3.2 Activitat elèctrica

A grans trets, el procés de transmissió d'informació entre neurones és el següent: la informació viatja en forma d'impuls elèctric i recorre l'axó fins a la seva part final, la *terminal*, on es transforma en un senyal químic gràcies a l'acció dels *neurotransmissors*, que s'alliberen a l'espai exterior a la neurona, l'*espai sinàptic*, fins a establir un lligam amb una altra neurona que tingui *neuroreceptors* afins. Aquest lligam provoca un canvi en el potencial elèctric de la neurona receptora. La neurona que envia la informació s'anomena *presinàptica*, la neurona que la rep, *postsinàptica*, i el procés de comunicació entre les dues s'anomena *sinapsi*.

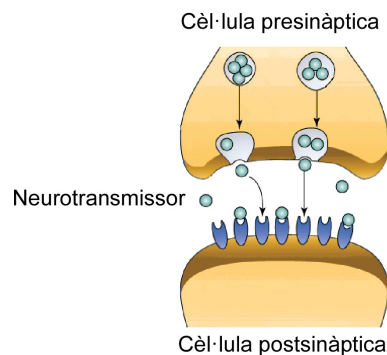


Figura 3.2: Sinapsi. Ampliació de la terminal d'axó. Extreta de [12].

L'activitat elèctrica de les neurones activa els *canals iònics*, que tenen la capacitat

de permetre o bloquejar el flux d'ions a través de la membrana. Cada cèl·lula té una diferència de potencial entre el seu interior i exterior, que sorgeix de la variació de concentració d'ions a dins i a fora de la neurona. S'anomena *potencial de membrana* i es defineix com la diferència de potencial elèctric entre l'interior i l'exterior de la membrana: $v = v_{int} - v_{ext}$.

Podem considerar que la membrana neuronal funciona com un circuit resistència-condensador: la impermeabilitat a molècules carregades actua com a condensador, que té capacitat per emmagatzemar càrrega elèctrica, i els canals iònics fan de resistències. La intensitat de corrent aplicat I_{apl} en un circuit elèctric d'aquesta forma, serà:

$$C_m \frac{dv}{dt} = I_{apl}, \quad (3.2.1)$$

on C_m és la capacitància de la membrana.

Quan una neurona està en equilibri, és a dir quan els corrents cap a l'interior i cap a l'exterior són iguals i es contraresten, el corrent net a la membrana és zero, i diem que té un *potencial de membrana en repòs*. En aquesta situació, una neurona estàndard té una càrrega d'aproximadament -70 mV .

En canvi, quan un estímul pertorba el flux d'ions a través de la membrana cel·lular, es genera un *potencial d'acció* o "*spike*" (*espiga*): un canvi sobtat i transitori en el voltatge de la membrana que provoca un impuls nerviós que es propagarà d'una neurona a l'altra. El seu valor dependrà de la quantitat d'ions que flueixin a través dels canals, que dependrà al seu torn de diversos factors, com el nombre de canals oberts, la permeabilitat de cadascun d'ells respecte als tipus d'ions i el signe de la càrrega elèctrica dels ions. Hi ha diversos mecanismes que poden alterar l'estat d'equilibri del flux. Per exemple, a causa de la diferència de potencial que hi ha entre l'interior i l'exterior de la cèl·lula, quan els canals iònics s'obren té lloc un intercanvi d'ions a través de la membrana que tendeix a anivellar la concentració interior i exterior. S'anomena *difusió*. Un altre factor que hi pot intervenir és el camp elèctric generat per la separació de la càrrega a través de la membrana, que tendirà a facilitar l'entrada d'ions carregats positivament, per equilibrar la càrrega a l'interior, que, com ja hem dit, en repòs és negativa. Finalment, el bombeig d'ions per diferents mecanismes també pot alterar l'estat de repòs.

Els estímuls generalment, per l'acció de neurones presinàptiques, poden tenir efectes inhibidors o excitadors, depenent del tipus de neurotransmissors i neuroreceptors implicats en la sinapsi. A més, cada canal iònic de la cèl·lula nerviosa té associat un *potencial revers* V_i que depèn de les característiques de la seva composició, i que, si és menor que el potencial de membrana v , farà decaure el potencial, mentre que si $V_i > v$ aquest augmentarà.

Per a calcular la variació del potencial de membrana, es considera cada component de la neurona com un element elèctric. Com hem vist, la membrana neuronal funciona com un condensador amb capacitància (C_m), mentre que els canals iònics tenen conductàncies que mesuren la permeabilitat respecte a cada ió, i que denotarem per g_r , on r és el tipus d'ió associat al canal. Però com que cada neurona té diversos

canals actius, cal adaptar la fórmula (3.2.1):

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{1}{C_m} \left(\sum_i I_i \right) + I_{apl}, \quad (3.2.2)$$

on i denota el canal de tipus i -èssim de la neurona, i I_i és el corrent iònic a través de cada canal, que es calcula com $I_i = g_i(v - V_i)$. Cal afegir també el que s'anomena *corrent de fuga*: $I_L = g_L(v - V_L)$, que condueix el potencial al seu estat d'equilibri quan els canals estan inactius.

Desenvolupant i unint els diferents termes, obtenim, finalment, que el corrent total a través de la membrana és:

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{1}{C_m} \sum_i g_i(v - V_i) - g_L(v - V_L) + I_{apl}. \quad (3.2.3)$$

Cadascuna de les conductàncies g_i té la seva pròpia dinàmica; el model que van proposar Hodgkin i Huxley, que veurem a la propera secció, es dedica justament a descriure aquestes dinàmiques i a calcular-les a partir de dades experimentals.

Per aplicar els resultats teòrics del treball, hem fet un experiment numèric per observar els efectes que pot tenir un estímul sobre el cicle límit i la fase d'una neurona. A la realitat, el voltatge no es distribueix uniformement en tots els punts de la neurona, però per simplificar, assumirem que a tot arreu val el mateix; en llenguatge de la física direm que la neurona és *electrònicament compacta*. El model que hem triat per a fer els càlculs és una versió reduïda del *model de Hodgkin-Huxley*, que comentarem a continuació.

3.3 Modelització d'una neurona: Hodgkin-Huxley

L'any 1952, A. L. Hodgkin i A. F. Huxley van proposar un model per explicar el procés de generació i propagació del potencial d'acció en un axó gegant de calamar, estudi que els va fer guanyar el Premi Nobel de Fisiologia i Medicina uns anys més tard. El seu model va servir de base per poder extrapolar la dinàmica del potencial d'acció a neurones de diferents tipus i d'altres animals.

Com hem vist, una neurona en estat d'equilibri té una determinada diferència de potencial en repòs. El nostre objectiu és mesurar la variació d'aquest potencial després de patir un canvi químic o elèctric. Ho farem, tal com van fer els autors en el model original, limitant els corrents que travessen la membrana als de dos tipus d'ions: corrents de sodi, I_{Na} , i de potassi, I_K . Cada canal està format per diverses subunitats que actuen independentment les unes de les altres i que, a la pràctica, funcionen com a comportes que s'obren i es tanquen amb una certa probabilitat. Els canals de sodi acostumen a presentar 3 subunitats d'un tipus i 1 d'un altre tipus, mentre que en el cas del potassi normalment es troben 4 subunitats del mateix tipus. El pas de ions no és possible si alguna de les *comportes* està tancada. Considerem m la probabilitat que una subunitat de sodi del primer tipus estigui oberta, h la

probabilitat que ho estigui la de segon tipus, i n la probabilitat que estigui oberta una subunitat de potassi. Les probabilitats d'activació dels canals de sodi i potassi seran, respectivament,

$$P_{Na} = m^3 h, \quad P_K = n^4, \quad (3.3.1)$$

i les conductàncies dels canals:

$$g_{Na} = \bar{g}_{Na} P_{Na}, \quad i \quad g_K = \bar{g}_K P_K, \quad (3.3.2)$$

on \bar{g}_{Na} i \bar{g}_K són constants que depenen de cada ió i que es poden estimar experimentalment.

Les probabilitats d'obertura de cada component de la membrana estan determinades per les equacions següents:

$$\begin{cases} \frac{dh}{dt} = \alpha_h(v)(1-h) - \beta_h(v)h, \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(v)(1-m) - \beta_m(v)m, \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(v)(1-n) - \beta_n(v)n, \end{cases} \quad (3.3.3)$$

on α_p i β_p són uns coeficients associats al canal de tipus p , que dependran del potencial de membrana.

Usant la llei d'Ohm, podem calcular la quantitat d'ions de cada tipus que flueixen a través de la membrana:

$$\begin{cases} I_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h (v - V_{Na}), \\ I_K = \bar{g}_K n^4 (v - V_K), \end{cases} \quad (3.3.4)$$

on V_{Na} i V_K és el potencial en repòs dels ions de sodi i potassi respectivament.

Però la membrana d'una neurona té canals de diversos tipus alhora, per tant cal unir les expressions anteriors per obtenir les equacions del model general. A partir de (3.2.3), trobem que:

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{1}{C_m} (I_{Na} + I_K + I_L + I_{apl}), \quad (3.3.5)$$

on $I_L = g_L(v - V_L)$ és el corrent de fuga, I_{apl} el corrent que hem aplicat a l'estat d'equilibri, i I_{Na} i I_K estan definides a (3.3.4).

Finalment, unint les equacions (3.3.3) i (3.3.5), trobem el model proposat per Hodgkin i Huxley: l'evolució del comportament d'una cèl·lula excitable vindrà determinada pel sistema d'equacions diferencials següent:

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = -\frac{1}{C_m} (\bar{g}_{Na} m^3 h (v - V_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (v - V_K) + g_L (v - V_L) + I_{apl}), \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(v)(1-h) - \beta_h(v)h, \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(v)(1-m) - \beta_m(v)m, \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(v)(1-n) - \beta_n(v)n. \end{cases} \quad (3.3.6)$$

Fent regressions de les dades experimentals que havien recollit, van determinar els coeficients que satisfien les equacions del seu model. Són els següents:

$$\begin{aligned}\alpha_h(v) &= 0,07 \exp(-v/20), & \beta_h(v) &= \frac{1}{\exp(3-0,1v)+1}, \\ \alpha_m(v) &= 0,1 \frac{25-v}{\exp(2,5-0,1v)-1}, & \beta_m(v) &= 4 \exp(-v/18), \\ \alpha_n(v) &= 0,01 \frac{10-v}{\exp(1-0,1v)-1}, & \beta_n(v) &= 0,125 \exp(-v/80).\end{aligned}\quad (3.3.7)$$

I els valors de les constants són: $g_L = 0,3$, $\bar{g}_{Na} = 120$, $\bar{g}_K = 36$, $V_L = 10,6$, $V_{Na} = 115$, $V_K = -12$, i $C_m = 1$.

Una manera alternativa d'expressar les equacions (3.3.6), és dividint cada equació entre $\alpha_p + \beta_p$, on p és h, m o n segons correspongui:

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = -\frac{1}{C_m} (\bar{g}_{Na} m^3 h (v - V_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (v - V_K) + g_L (v - V_L) + I_{apl}), \\ \tau_h(v) \frac{dh}{dt} = h_\infty - h, \\ \tau_m(v) \frac{dm}{dt} = m_\infty - m, \\ \tau_n(v) \frac{dn}{dt} = n_\infty - n. \end{cases} \quad (3.3.8)$$

h_∞ , m_∞ i n_∞ són els valors d'equilibri de h, m i n respectivament, i τ_h, τ_m i τ_n els temps en què s'aconsegueixen aquests equilibris. Es defineixen com:

$$\begin{aligned}h_\infty(v) &= \frac{\alpha_h(v)}{\alpha_h(v) + \beta_h(v)}, & \tau_h(v) &= \frac{1}{\alpha_h(v) + \beta_h(v)}, \\ m_\infty(v) &= \frac{\alpha_m(v)}{\alpha_m(v) + \beta_m(v)}, & \tau_m(v) &= \frac{1}{\alpha_m(v) + \beta_m(v)}, \\ n_\infty(v) &= \frac{\alpha_n(v)}{\alpha_n(v) + \beta_n(v)}, & \tau_n(v) &= \frac{1}{\alpha_n(v) + \beta_n(v)}.\end{aligned}\quad (3.3.9)$$

Gràcies als estudis que van dur a terme Hodgkin i Huxley sabem que les neurones es comporten com a sistemes dinàmics, i que per tant es poden estudiar com a tals. Concretament, el model que hem vist és un sistema 4-dimensional, ja que els seus possibles estats vénen determinats pels valors del potencial de membrana V , i de les variables d'obertura h, m i n dels corrents de sodi i potassi.

El model original presenta una dinàmica molt complexa. Per entendre millor els mecanismes bàsics de la dinàmica neuronal, sovint se'n consideren variants simplificades, de més baixa dimensió. Nosaltres farem servir una d'aquestes.

3.4 Model simplificat

La versió reduïda del model de Hodgkin-Huxley que farem servir a la part pràctica, és la següent:

$$\begin{cases} \dot{V} = -\frac{1}{C_m} (g_{Na} m_\infty(v)(v - V_{Na}) + g_K n(v - V_K) + g_L(v - V_L) - I_{apl}), \\ \dot{n} = n_\infty - n, \end{cases} \quad (3.4.1)$$

on v és el potencial de membrana.

m_∞ i n_∞ representen les funcions de probabilitat de l'obertura del canal que, en aquest cas, es defineixen com:

$$m_\infty = \frac{1}{1 + \exp(-(v - V_{max,m})/k_m)}, \quad n_\infty = \frac{1}{1 + \exp(-(v - V_{max,n})/k_n)}. \quad (3.4.2)$$

Aquesta simplificació parteix de dos principis:

1. Els canals de sodi no tenen, en aquest cas, subunitats de tipus h , i es model·len només amb l'activació de les subunitats de tipus m . Els canals de sodi d'aquesta classe s'anomenen *persistentes*.
2. Se suposa que la dinàmica de la variable m és molt més ràpida que la de les altres variables i, per tant, es considera que està sempre en el seu equilibri $m = m_\infty$. Aquesta hipòtesi se sosté pel fet que la funció $\tau_m(v)$ assoleix uns valors molt menors que la resta de funcions τ , com es pot veure a (3.3.9), que representen els temps característics de cada variable.

Els valors dels paràmetres que usarem són $C_m = 1, g_{Na} = 20, V_{Na} = 60, g_K = 10, V_K = -90, g_L = 8, v_L = -80, V_{max,m} = -20, k_m = 15, V_{max,n} = -25, k_n = 5$ i $I_{apl} = 10$.

Capítol 4

Comparació de PRCs reals amb PRCs experimentals

La part final d'aquest treball consisteix en l'aplicació numèrica de la teoria que hem vist fins ara a dos models diferents. Calcularem alguns dels conceptes que hem definit com ara els cicles límit d'un sistema, l'aplicació de Poincaré, i les funcions de resposta de fase després d'aplicar una pertorbació.

Volem comprovar si la suma de les *PRCs* iterades proporciona una bona aproximació de la *PRC* real, basant-nos en l'argument que veurem a continuació.

4.1 Motivació

Suposem que partim d'un punt p sobre el cicle límit γ (podria ser també fora però no ens n'ocuparem aquí, vegeu Figura 4.2). Fixem la *isòcrona zero* com la isòcrona que passa per p , és a dir, establim en el punt p la fase igual a zero (generalment, $p = (p_1, 0, \dots, 0)$). Donat un estímul A fixat, per exemple $A = (\varepsilon, 0, \dots, 0)$, que s'aplica en la fase $\theta = \theta_{pert}$ sobre el cicle límit, podem calcular la funció avançament de fase:

$$\Delta\Theta(\theta_{pert}, A) = \frac{T_0 - T_1}{T_0}, \quad (4.1.1)$$

on T_0 és el període del cicle límit, parametritzat (fent abús de notació) per $\{\gamma(\theta) : \theta \in [0, 1)\}$, i $T_1 = \theta_{pert} T_0 + \tau_1$; on θ_{pert} és la fase en l'instant en què s'aplica l'estímul i τ_1 és el mínim temps positiu tal que el flux pel punt desplaçat, $\phi(t; \gamma(\theta_{pert}) + A)$, talla la isòcrona zero. És a dir, si apliquem l'estímul al punt que correspon a la fase $\theta = \theta_{pert}$, T_1 és la suma del temps transcorregut sobre el cicle límit abans de rebre l'estímul, i el temps que triga, un cop desplaçat de l'òrbita a causa de l'estímul A , en tornar a tallar la isòcrona zero.

Experimentalment però, l'avançament de fase es calcula aplicant l'estímul A en les condicions que hem indicat anteriorment, i calculant el mínim temps $\tau'_1 > 0$ tal que la primera component de $\phi(t; \gamma(\theta_{pert}) + A)$ assoleix un màxim. Aquest màxim s'assoleix quan el potencial de membrana talla la nulclina $\dot{v} = 0$. Si la pertorbació

és molt petita, en una sola volta ja haurem tornat molt a prop del punt p inicial i, per tant, no es distingirà si estem damunt de la isòcrons zero o sobre la nulclina $\dot{v} = 0$, tal com podem veure esquemàticament a la Figura 4.1. Però si l'estímul és prou gran, pot haver-hi diferències remarcables entre τ_1 i τ'_1

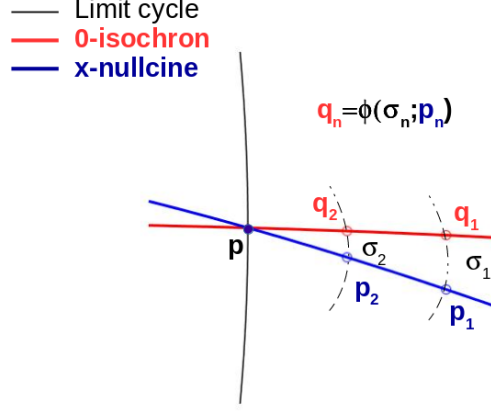


Figura 4.1: Comparativa període isòcrons-nulclina.

Suposem que en el moment en què la fase és $\theta = \theta_{pert}$ es produeix un estímul d'amplitud A que desplaça l'òrbita cap a l'exterior (si fos cap a l'interior, el raonament seria anàleg). El primer tall del flux amb la nulclina serà al punt

$$p_1 = \phi(\tau_1; \gamma(\theta_{pert}) + A),$$

mentre que el primer cop que el flux creuarà la isòcrons serà en

$$q_1 = \phi(\tau_1 + \sigma_1; \gamma(\theta_{pert}) + A) = \phi(\sigma_1, p_1),$$

on σ_1 és el temps que es triga partint de p_1 en tallar la isòcrons, com es veu a la Figura 4.1.

Si deixem que la neurona continuï la seva activitat sense més pertorbacions externes, v tornarà a assolir un màxim passat un temps $\tau_2 > 0$ des del tall anterior amb la nulclina, i això es repetirà successivament fins a tornar al punt inicial p . Podem calcular els punts de tall amb la isòcrons i amb la nulclina de la següent manera:

$$p_j = \phi(\tau_j; p_{j-1}),$$

$$q_j = \phi(\tau_j + \sigma_j; p_{j-1}).$$

Com que q_j pertany a una isòcrons, també se satisfà:

$$q_j = \phi(T_0, q_{j-1}) = \phi(T_0 + \sigma_{j-1}, p_{j-1}).$$

A partir d'aquests valors, la funció de resposta de fase (4.1.1) queda:

$$\Delta\Theta(\theta_{pert}, A) = \frac{T_0 - (\theta_{pert}T_0 + \tau_1 + \sigma_1)}{T_0}. \quad (4.1.2)$$

Definim les funcions de resposta de fase iterades:

$$PRC_1(\theta_{pert}; A) = \frac{T_0 - \theta_{pert} T_0 - \tau_1}{T_0}, \quad (4.1.3)$$

$$PRC_j(\theta_{pert}; A) = \frac{T_0 - \tau_j}{T_0}, \quad \text{per a } j \geq 2. \quad (4.1.4)$$

Si comparem (4.1.2) i l'expressió (4.1.3) de la PRC_1 , observem que

$$\Delta\Theta = PRC_1 - \frac{\sigma_1}{T_0}.$$

Però $\sigma_2 = T_0 - \tau_2 + \sigma_1$ i, si ho substituïm a la fórmula anterior, usant (4.1.4) per a $j = 2$, tenim que:

$$\Delta\Theta = PRC_1 + PRC_2 - \frac{\sigma_2}{T_0}.$$

Repetint aquest procediment iterativament, trobem que

$$\Delta\Theta(\theta_{pert}; A) = \sum_{j \geq 1}^{\infty} PRC_j(\theta; A) - \lim_{x \rightarrow \infty} \frac{\sigma_j}{T_0}.$$

Però tal com hem pres la isòcrons i la nulclina, com més ens apropem a p més petita es fa la diferència entre elles. En conseqüència, si fem créixer j , σ_j serà cada cop més petita i tendirà a zero.

Per aquest raonament, volem validar en exemples si la suma de les PRC 's iterades és una bona aproximació de la PRC real; és a dir, si

$$\Delta\Theta(\theta_{pert}; A) = \sum_{j \geq 1} PRC_j(\theta_{pert}; A). \quad (4.1.5)$$

Per comprovar a nivell pràctic l'afirmació anterior, compararem $\sum_{j \geq 1}^4 PRC_j(\theta_{pert}; A)$ i $\Delta\Theta(\theta_{pert}; A)$ en el model de l'Exemple 2.1, per a diferents valors de θ_{pert} . Hem pres només les quatre primeres PRC_j perquè suposem que ja estarem prou a prop de p . També veurem un altre exemple que descriu el comportament d'una neurona, pel qual calcularem els valors de les 4 primeres PRC_j .

- a) **Exemple A: exemple acadèmic.** Seguirem l'Exemple 4.2 de [5], que és el mateix que hem vist als Exemples 1.2 i 2.1. Calcularem la PRC (4.1.1), calculant el temps de tall amb la isòcrons, i calcularem algunes iteracions de les PRC_j (4.1.3) i (4.1.4) sobre la nulclina, per comparar els dos resultats. A partir de la parametrització K (2.4.3) d'aquest sistema, podem trobar l'expressió explícita del cicle límit, que serà $\gamma = \{K(\theta, 0), \theta \in [0, 1]\}$, i la de qualsevol isòcrons, fixant θ en K . Aquest exemple té l'avantatge que podrem comparar els resultats numèrics amb les expressions analítiques que ja tenim.
- b) **Exemple B: model de Hodgkin-Huxley reduït.** Aquest és un model de neurociència que descriu la transmissió del potencial d'acció entre neurones, com hem vist al Capítol 3. En ser un model més realista, té una expressió complexa que en dificulta la implementació numèrica. Per aquest motiu, en aquest cas només calcularem numèricament l'òrbita, el període i les primeres PRC_j del sistema.

4.2 Explicació del codi

Tenim un camp F , que suposarem definit a \mathbb{R}^2 i conegut, i a partir del qual hem calculat la seva matriu jacobiana DF analíticament. Prendrem la secció transversal $\Sigma = \{F_1(x, y) = 0\}$, on F_1 és la primera component del camp, és a dir, prendrem la nulclina $\dot{x} = 0$. Fixem-nos que en el model de Hodgkin-Huxley això correspondrà a agafar un màxim en el potencial de membrana.

El programa segueix els següents passos:

- Calcular la imatge d'un punt per l'Aplicació de Poincaré.

Considerem el sistema definit per F amb condició inicial $\bar{x}_0 \in \Sigma$. Usant un Runge-Kutta d'ordre 7/8, la funció integra l'equació des de \bar{x}_0 fins a tornar a tallar Σ , i calcula el temps que es triga.

Després, es refina el tall amb una variant del mètode de Newton, que itera de la manera següent: $\bar{x}_{n+1} = \bar{x}_n - \Delta / DF(\bar{x}_n)$, on Δ mesura aproximadament la distància del punt actual a la secció de Poincaré. Fem això fins que $|\bar{x}_{n+1} - \bar{x}_n|$ sigui menor que una certa tolerància ε_1 , per trobar una aproximació suficientment bona de la imatge de x_0 per l'aplicació de Poincaré. En el nostre cas, hem pres $\varepsilon_1 = 0.5 \times 10^{-12}$.

- Trobar els zeros de l'Aplicació de Poincaré.

Definim la funció $H(\bar{x}) = P(\bar{x}) - \bar{x}$, on P és l'aplicació de Poincaré. Partim d'un punt inicial \bar{x}_0 , i apliquem el mètode de Newton per trobar els zeros d' H : $\bar{x}_{n+1} - \bar{x}_n = -DH(\bar{x}_n)^{-1}H(\bar{x}_n)$. Per calcular-ho, resollem el sistema $DH(\bar{x}_n)\bar{x}_{n+1} - \bar{x}_n = -H(\bar{x}_n)$, utilitzant l'algorisme LU de resolució de sistemes lineals. Iterem fins que la diferència entre els punts sigui menor que una certa tolerància $\varepsilon_2 = 0.5 \times 10^{-8}$, d'aquesta manera trobarem els punts p tal que $P(p) = p$.

- Càlcul del cicle límit i del seu període, de la matriu de monodromia i de l'exponent característic.

A partir d'un punt inicial \bar{x}_0 , integrem el camp F i les equacions variacionals tal com s'ha descrit a la Secció 1.9. Gràcies a l'aplicació de Poincaré, podem trobar el cicle límit γ del sistema i el seu període T . També obtenim la derivada de l'aplicació, $DP(\bar{x}_0)$, que ens serveix per trobar els exponents característics. Com en els nostres exemples estem en dimensió 2, el càlcul del valor propi diferent de 1 és immediat calculant la traça de DP .

- Calcular els avançaments de fase iterats.

Un cop hem trobat l'òrbita periòdica γ , fixem el zero de la variable de fase en el punt (v, w) , corresponent a la intersecció del cicle amb la nulclina $\dot{x} = 0$.

Partint d'aquest punt, integrem el sistema fins a temps $t_j = \theta_j / T$, on $j \in \{0, \dots, m\}$ i $\theta_j = j/m$, i llavors apliquem una pertorbació d'amplitud A en la direcció $(1, 0)$, que desplaçarà el punt fora de l'òrbita. Tornem a integrar des del nou punt fins a creuar de nou la secció de Poincaré, calculant el temps que triga a fer la volta, que serà el temps que triga la variable de fase en tornar al punt inicial després d'haver rebut l'estímul. Als exemples que veurem prendrem $m = 50$. Finalment, deixem al sistema seguir el seu curs sense rebre més pertorbacions, i veiem el comportament

en les següents 3 voltes al llarg de l'òrbita.

- Càlcul del temps de primer retorn sobre la isòcrons a l'Exemple A.

Com en aquest cas disposem de l'expressió explícita de les isòcrones a partir de la parametrització K , hem implementat també el càlcul del temps de retorn després d'haver rebut un estímul prenent com a secció de Poincaré la isòcrons zero. Hem fixat la isòcrons zero en $\theta = 0$, i hem calculat la parametrització en cartesianes per tenir l'expressió d'aquesta isòcrons.

Els algorismes s'han implementat en C, usant com a base algunes funcions que ja estaven fetes i que hem adaptat als sistemes que ens interessaven, com per exemple el càlcul de la imatge d'un punt per l'aplicació de Poincaré. Hem hagut de modificar la secció que es prenia i hem afegit la integració de les equacions variacionals. També s'ha implementat el càlcul de les *PRCs* i del temps de retorn sobre la isòcrons.

4.3 Resultats

Abans de donar els resultats per als dos models que tractarem, veiem una pinzellada dels passos que cal seguir per a obtenir-los.

Tenim una òrbita periòdica de període T . Comencem aplicant-li un estímul d'amplitud A en el punt damunt l'òrbita de fase θ , que desplaçarà l'òrbita cap a l'interior o cap a l'exterior, tal com s'observa a la Figura 4.2.

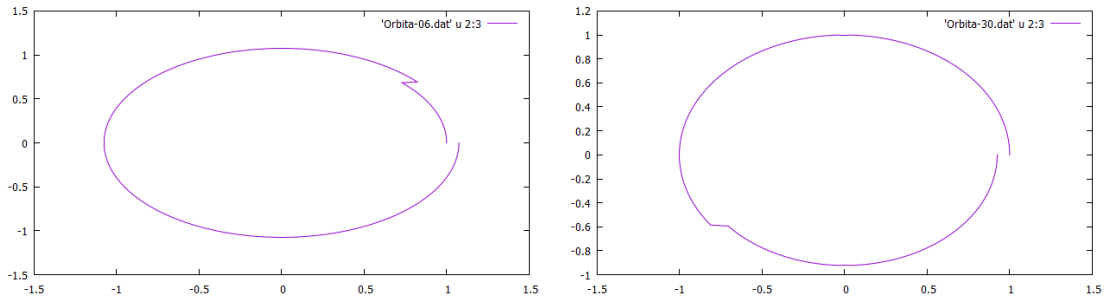


Figura 4.2: Aplicació de l'estímul en dues fases diferents.

Es produeix un petit salt en el flux, i després es segueix oscil·lant des del nou punt, fins a arribar a fer la primera volta. Si deixem que l'òrbita segueixi el seu curs després de rebre l'impuls, i la deixem fer algunes voltes més, observem que anirà tornant progressivament cap a l'òrbita original, tal com veiem a la Figura 4.3. Això passa perquè l'òrbita és atractora.

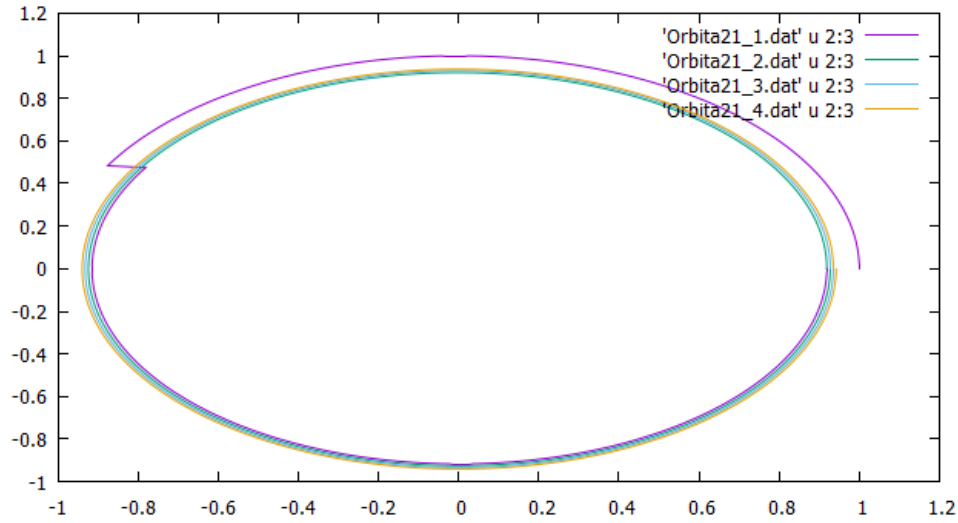


Figura 4.3: Evolució del flux durant quatre voltes després d'aplicar un estímul.

Per a cadascuna d'aquestes voltes posteriors a la pertorbació, les interseccions amb la x -nuclina ens permeten calcular les PRC_j .

Exemple A

A l'Exemple A, hem pres diversos valors de α i a per veure com poden influir en l'estabilitat del sistema. També hem considerat dues amplituds diferents A per a l'estímul que s'aplica.

- α pren valors 0.001 i 0.01,
- a oscil·la entre 0 i 0.2, i
- A serà 10^{-1} o 10^{-2} .

De totes les combinacions possibles, n'hem obviat algunes que tenien resultats molt semblants a algun dels altres casos, i finalment n'hem calculat quatre que creiem que són representatives, amb els valors que es mostren a la Taula 4.1.

Cas	α	a	A
1	0.01	0.2	0.01
2	0.01	0	0.1
3	0.001	0.2	0.1
4	0.001	0	0.01

Taula 4.1: Valors dels paràmetres a l'Exemple A.

Triem valors d' α petits perquè així la velocitat de convergència al cicle límit és menor i, per tant, les PRC_j tendiran més lentament a zero i tindran més rellevància. Els estímuls d'amplitud A gran afavoreixen un “desacord” entre la PRC_1 i la PRC real, i podem preveure que caldrà la contribució de PRC_j d'ordre més alt per aproximar bé la PRC real. D'altra banda, a afecta la curvatura de les isòcrones i és d'esperar que, a més curvatura, més sensible serà la fase als estímuls i, per tant, també pot afavorir la discrepància entre la PRC_1 i la PRC real.

En aquest exemple coneixem la parametrització K de (2.2.1) explícitament, i per tant podem trobar les isòcrones fàcilment, fixant l'angle $\theta = \theta_0$ i calculant $K(\theta_0, \sigma)$. Per veure'n una mostra, a la Figura 4.4 hem dibuixat algunes de les isòcrones pel cas $\alpha = 0.01, a = 0.2$.

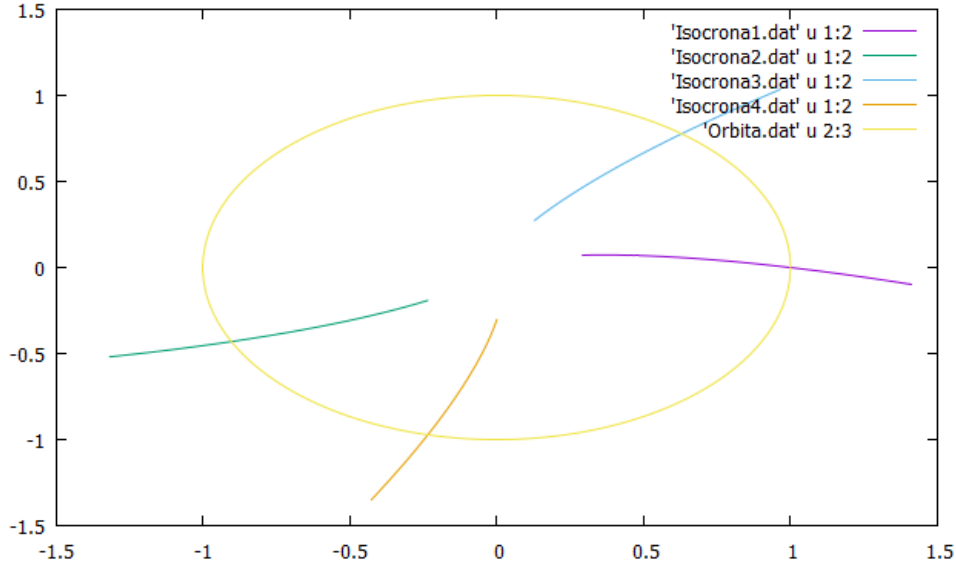


Figura 4.4: Isòcrones del sistema (2.4.2) amb $\alpha = 0.01$ i $a = 0.2$.

El nostre objectiu és comparar $\Delta\Theta(\theta; A)$ i $\sum_{j \geq 1} PRC_j(\theta; A)$ per a cadascun dels quatre casos. Per fer-ho, un cop hàgim calculat l'òrbita periòdica i el seu període, aplicarem un estímul d'amplitud A en direcció $(1, 0)$, i mesurarem les funcions de resposta associades, en funció de la fase en què s'aplica l'estímul. Per tant, el primer que cal fer és trobar l'òrbita i calcular el punt d'intersecció amb la nulclina. Podem veure els resultats per a cadascun dels casos a la taula següent:

Paràmetres	T	λ	R	x_0
$\alpha = 0.01, a = 0.2$	6.270643	0.88212261	0.000004296	(1.000036, -0.000001)
$\alpha = 0.01, a = 0$	6.283185	0.88190149	0.000004236	(1.000036, -0.000001)
$\alpha = 0.001, a = 0.2$	6.281929	0.98751472	0.000000003	(1.00000, -0.000000)
$\alpha = 0.001, a = 0$	6.283185	0.98751224	0.000000003	(1.000000, -0.000000)

Taula 4.2: Valors dels paràmetres per als 4 casos tractats. T és el període de l'òrbita, λ el multiplicador característic diferent de 1, R és el residu entre el punt trobat i la nulclina, i x_0 és el punt inicial sobre la nulclina.

En tots els casos, els valors dels paràmetres són bastant similars. Observem que els dos casos que tenen $\alpha = 0.001$ arriben a un resultat més acurat, però en tots quatre el residu és molt petit.

Calculem ara les funcions de resposta de fase per a cadascun dels casos anteriors:

- **Cas 1:** $\alpha = 0.01, a = 0.2$ i $A = 0.01$

A la Figura 4.5 trobem la gràfica de les primeres quatre corbes de resposta iterades. Observem que hi ha una diferència important entre la PRC_1 definida a (4.1.3) i les altres, que sembla que siguin gairebé zero. Si mirem en detall les PRC_j (4.1.4) de les 3 voltes posteriors a la que rep l'estímul, a la Figura 4.6, veiem que, tot i que són molt petites, encara no han arribat a zero.

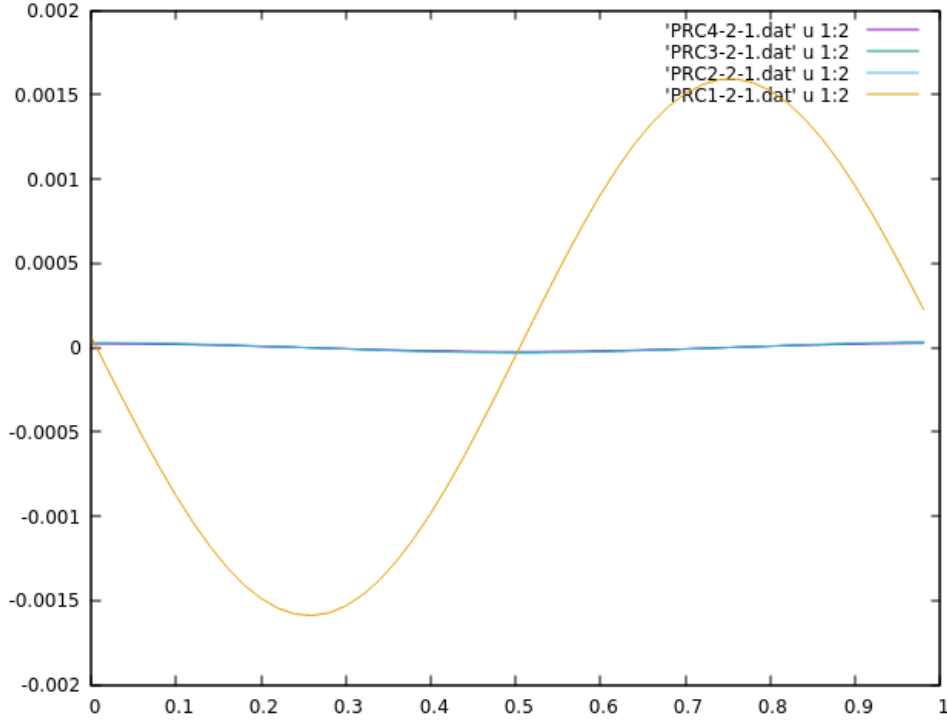


Figura 4.5: Cas 1: Comparació PRC_j .

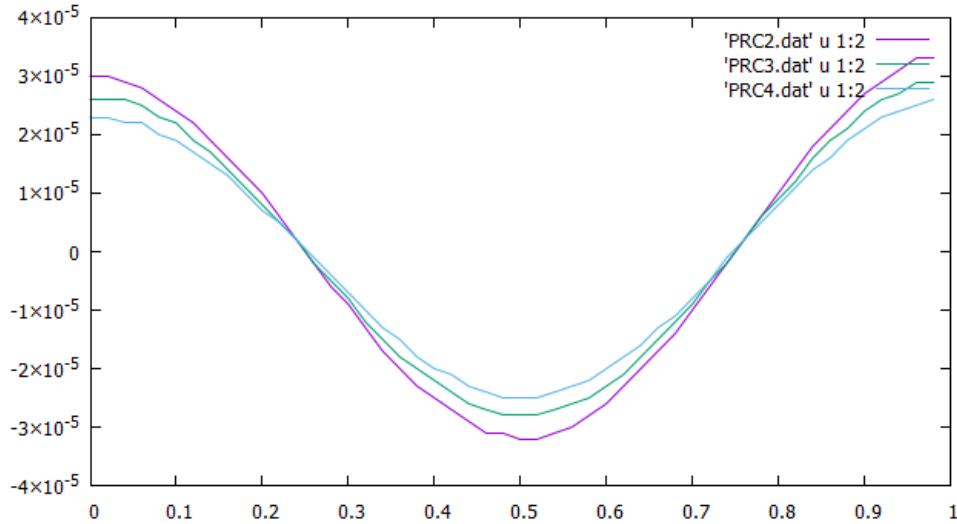


Figura 4.6: Cas 1: PRC_2 , PRC_3 i PRC_4 .

Crida l'atenció que el canvi de magnitud entre la PRC_2 , la PRC_3 i la PRC_4 és

molt suau en comparació amb la variació que s'aprecia respecte a la primera *PRC*. Això vol dir que, en la primera volta, el flux s'acosta ràpidament a l'òrbita inicial, però en les voltes successives la convergència és lenta.

Si comparem la suma d'aquestes *PRC*s amb la veritable corba de resposta de fase, calculada sobre la isòcrons, veiem que, tot i que són similars, no s'obté una aproximació gaire acurada, tal com mostra la Figura 4.7.

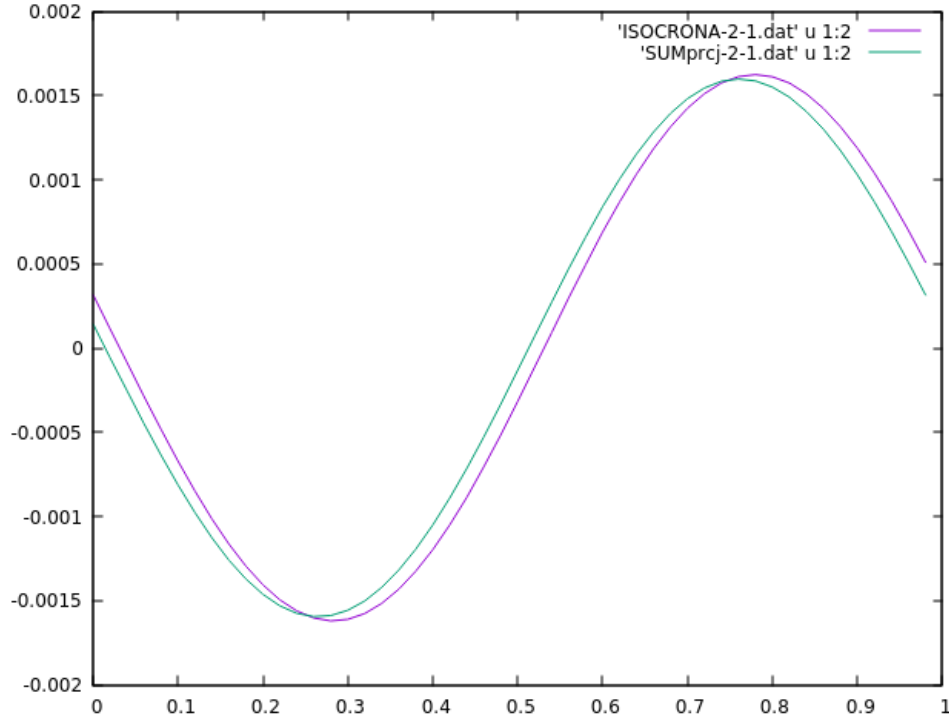


Figura 4.7: Cas 1: Comparació $\Delta\Theta(\theta; A)$ i $\sum_{j \geq 1} PRC_j(\theta; A)$ per a $\alpha = 0.01$, $a = 0.2$ i $A = 0.01$.

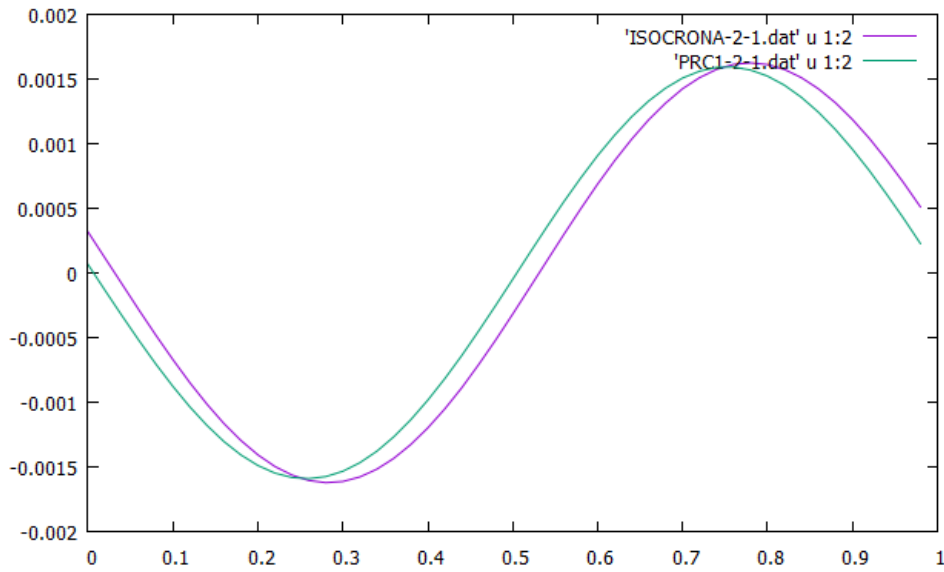


Figura 4.8: Cas 1: PRC i PRC_1 .

Si ara comparem la PRC i la PRC_1 a la Figura 4.8, i mirem la diferència amb la Figura 4.7, veiem que la suma de les altres PRC_j sí que corregeix lleugerament el comportament, però ho fa de manera molt suau. Això ens fa pensar que si calculéssim més aproximacions PRC_j , deixant que progressivament el sistema tornés a l'òrbita inicial, a poc a poc si que ens aniríem apropant al valor de la PRC real i trobaríem una aproximació millor.

- **Cas 2:** $\alpha = 0.01$, $a = 0$ i $A = 0.1$

Si ens fixem ens els gràfics de les Figures 4.9 i 4.10, veiem que les PRC_j iterades es comporten de manera molt similar a les del cas anterior. Les PRC_j , $j = 2, 3, 4$ van a zero encara més ràpidament respecte a la PRC_1 , però, com abans, la convergència per $j \geq 2$ és lenta.

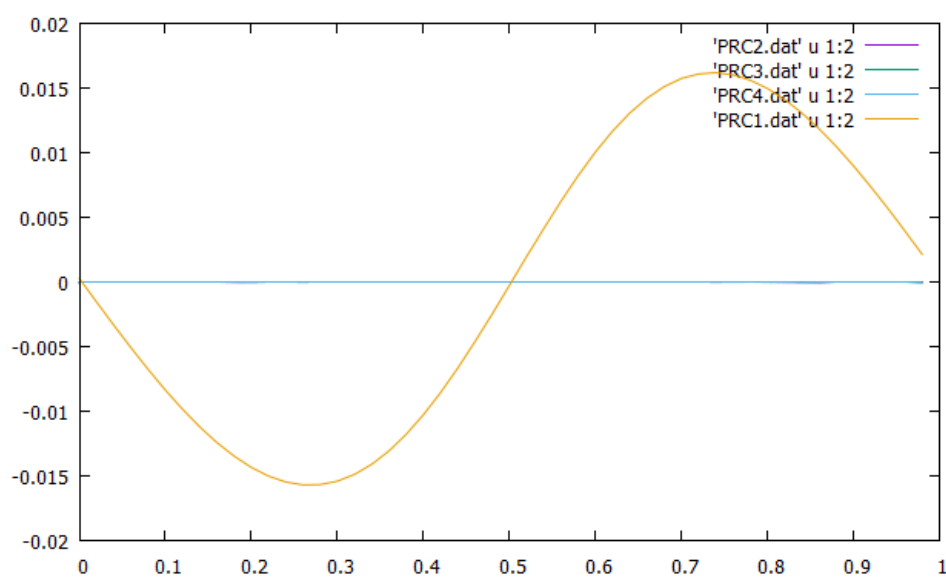


Figura 4.9: Cas 2: Comparació PRC_j .

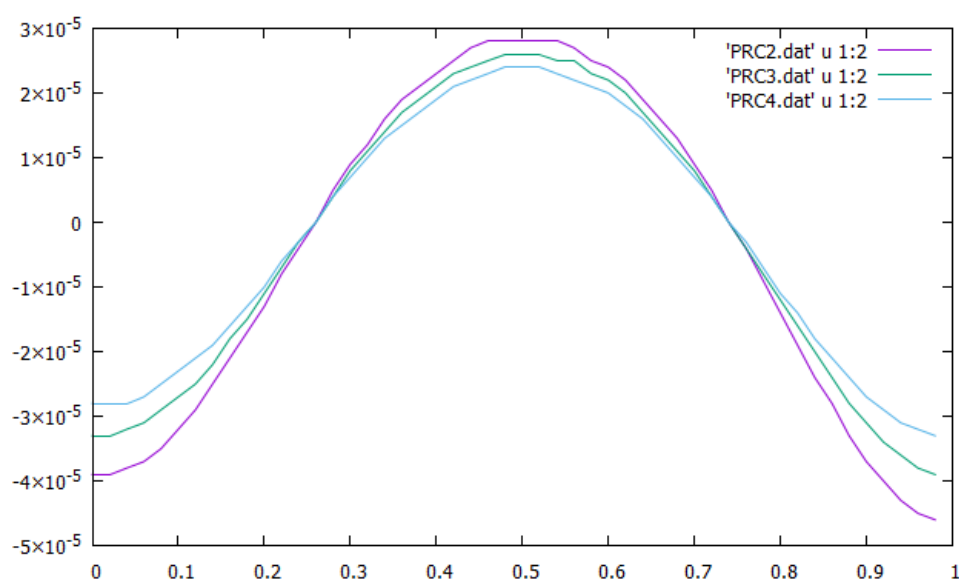


Figura 4.10: Cas 2: PRC_2 , PRC_3 i PRC_4 .

A la Figura 4.11, veiem la comparació de la suma de PRC_j amb la PRC . En aquest cas sí que obtenim una bona aproximació, ja en les primeres quatre voltes.

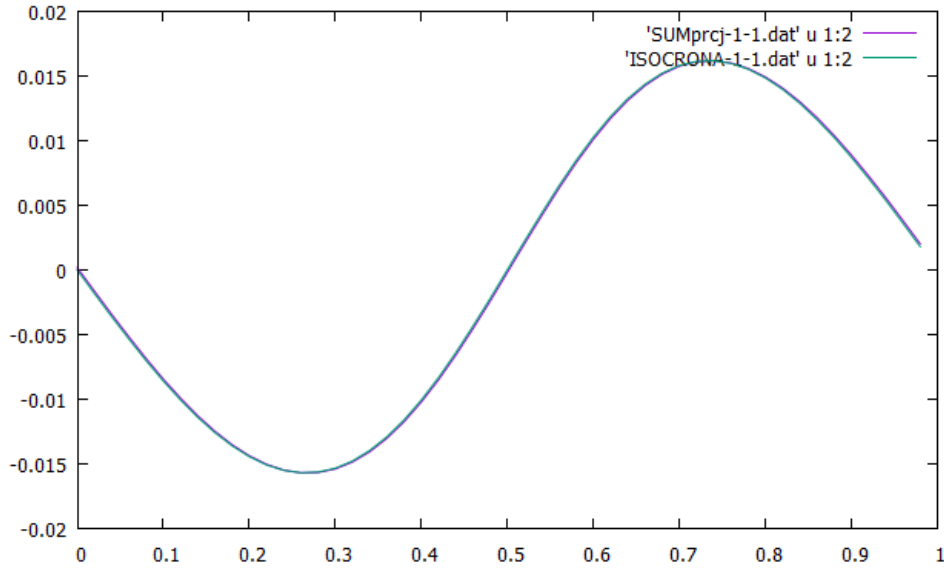


Figura 4.11: Cas 2: Comparació $\Delta\Theta(\theta; A)$ i $\sum_{j \geq 1} PRC_j(\theta; A)$ per a $\alpha = 0.01$, $a = 0$ i $A = 0.1$.

Obtenim un resultat més bo que en el cas anterior, tot i haver aplicat un estímul més gran. Això indica que l'efecte del paràmetre a és important. De fet, quan $a = 0$, les isòcrones són rectes que passen per l'origen, mentre que per $a > 0$ prenen certa curvatura, vegeu Figura 4.4. La curvatura de les isòcrones afecta la sensibilitat de la fase a les pertorbacions i segurament per aquest motiu es nota una convergència més feble a la PRC real.

- **Cas 3:** $\alpha = 0.001$, $a = 0.2$ i $A = 0.1$

A causa de la variació del paràmetre α , que controla la hiperbolicitat del sistema, en aquest cas la convergència al cicle límit és molt lenta. El programa ha necessitat moltes més iteracions que en els casos anteriors per a trobar l'òrbita i el punt de tall però, com podem veure a la Taula 4.2, quan els troba ho fa de manera més precisa.

La relació entre la PRC i les PRC s iterades, és molt similar a la del Cas 1, tal com veiem a la Figura 4.12.

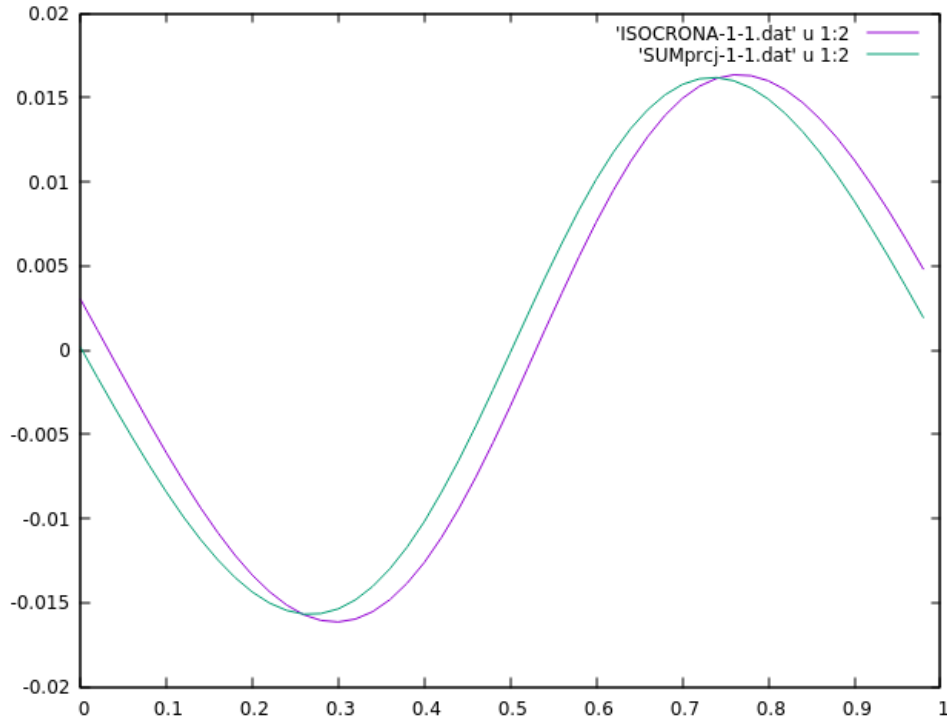


Figura 4.12: Cas 3: Comparació $\Delta\Theta(\theta; A)$ i $\sum_{j \geq 1} PRC_j(\theta; A)$ per a $\alpha = 0.001$, $a = 0.2$ i $A = 0.1$.

En aquest cas, la lenta convergència del sistema fa que costi molt tornar a l'òrbita limit, i seria convenient deixar que el sistema fes més voltes per obtenir una aproximació millor de la PRC a partir de les PRC_j .

- **Cas 4:** $\alpha = 0.001$, $a = 0$ i $A = 0.01$

Com al cas anterior, el valor d' α fa que la convergència del sistema sigui lenta, però s'obtinguin resultats acurats. Ara, l'estímul que hem aplicat és més petit, i per tant es necessiten menys voltes per tornar a l'òrbita. Això fa que la suma de les primeres quatre PRC_j sigui una bona aproximació de la PRC de la isòcrona, tal com es veu a la figura 4.13.

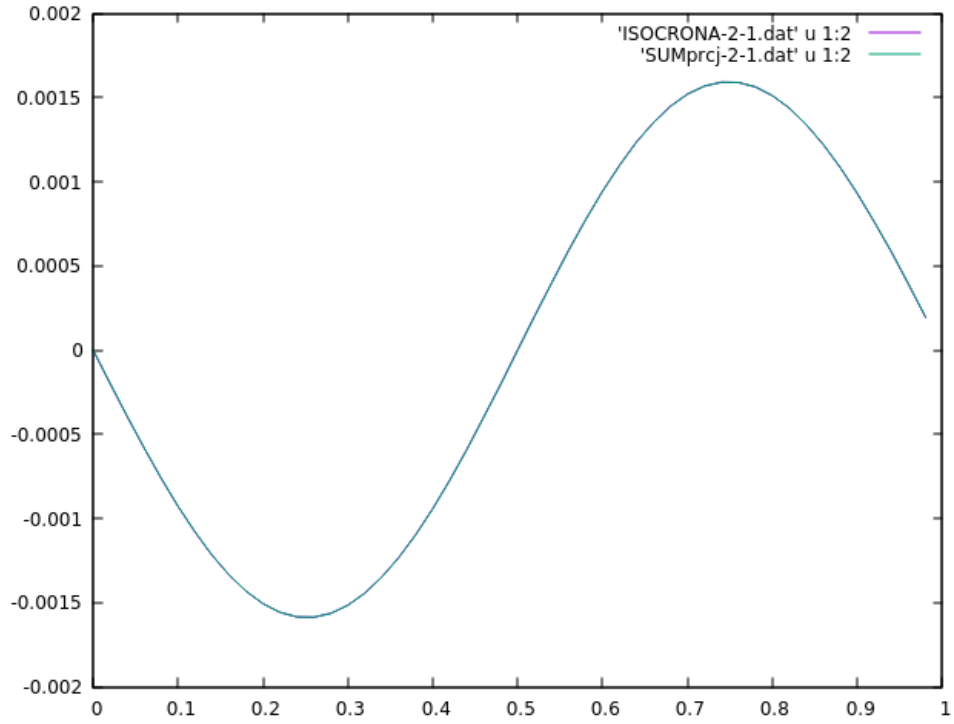


Figura 4.13: Cas 4: Comparació $\Delta\Theta(\theta; A)$ i $\sum_{j \geq 1} PRC_j(\theta; A)$ per a $\alpha = 0.001$, $a = 0$ i $A = 0.01$.

Si ens fixem en el comportament de les PRC_j a la Figura 4.14, veiem que és molt similar al dels casos anteriors, vegeu Figures 4.5 i 4.9.

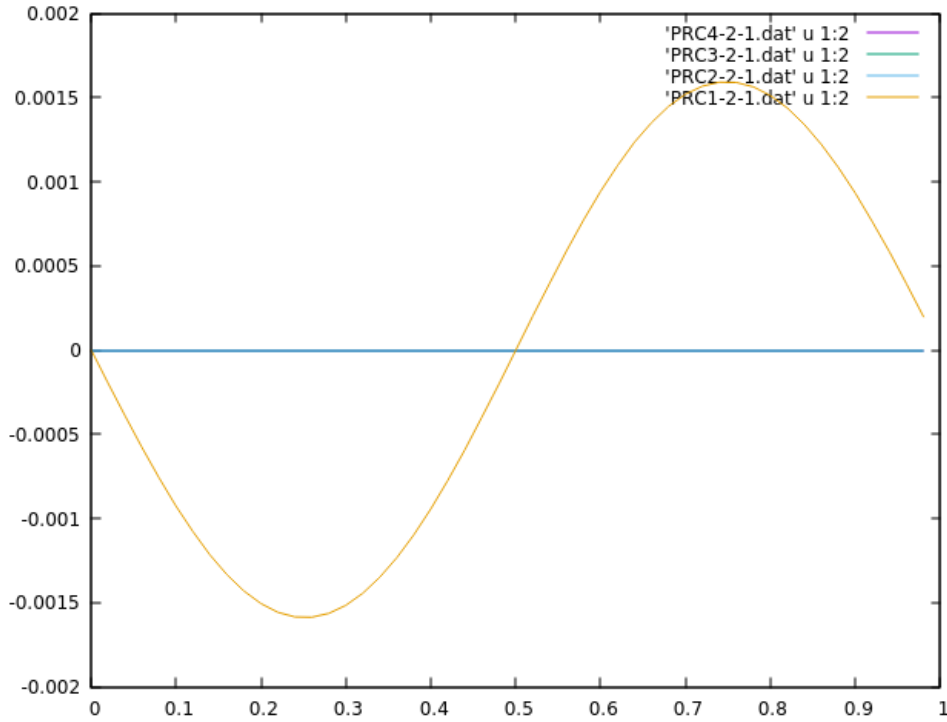


Figura 4.14: Cas 2: Comparació PRC_j .

En resum, hem vist que en tots quatre casos la PRC i la PRC_1 tenen un ordre de magnitud molt similar, que fa que les PRC_j successives perdin importància. L'aproximació forta a l'òrbita té lloc en la primera volta, i les altres corregeixen molt lleugerament. Veiem que en els dos casos en què el valor d' a és zero, l'aproximació que obtenim és bona, ja en les primeres quatre voltes. Tot i així, la poca diferència entre els ordres de magnitud de PRC_2 , PRC_3 i PRC_4 ens fa sospitar, ja que ens esperàriem que convergissin a zero més ràpidament. Caldria estudiar si calculant aquests valors per un rang més ampli de la j es corregiria aquest comportament, però malauradament ens ha faltat temps per estudiar-ho més a fons.

Exemple B

Com podem veure a [9], l'exponent característic val -27.66 . El fet de tenir un valor tan alt, provocarà que la convergència cap a l'òrbita original sigui molt ràpida i brusca. Volem comprovar que, en aquest cas, les PRC_j , $j > 1$ tindran poca importància, a causa de la forta convergència del sistema cap al cicle límit. Degut a la complexitat d'aquest sistema, en aquest exemple ens limitarem a mostrar gràficament els valors de les PRC_j i a verificar la suposició anterior.

En primer lloc, calculem l'òrbita periòdica del sistema. Tal com podem veure a la Figura 4.15, la forta atracció del sistema com a conseqüència de la magnitud de l'exponent característic, fa que l'òrbita no quedi del tot circular. El període val $T = 7.073514$, i el punt de tall amb la nulclina és $(9.647301, 0.177951)$.

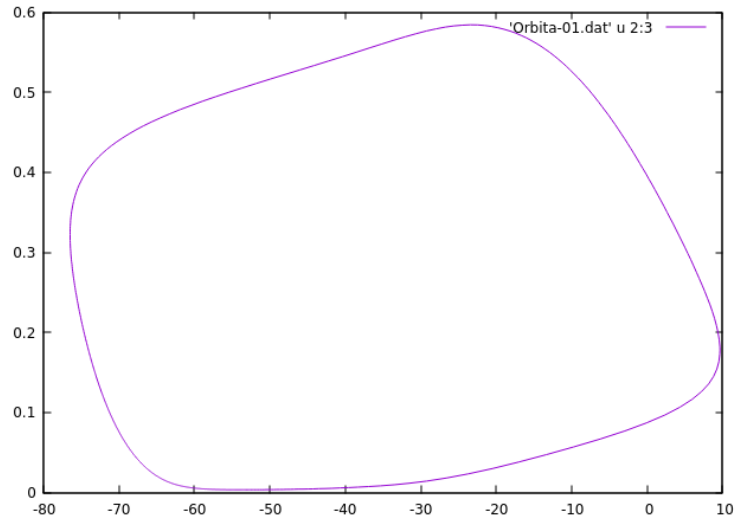


Figura 4.15: Òrbita del model de Hodgkin-Huxley (3.4.1).

Apliquem un estímul d'amplitud $A = 10^{-2}$, i calculem la PRC_1 del sistema en funció de la fase en què s'aplica la pertorbació, vegeu Figura 4.16.

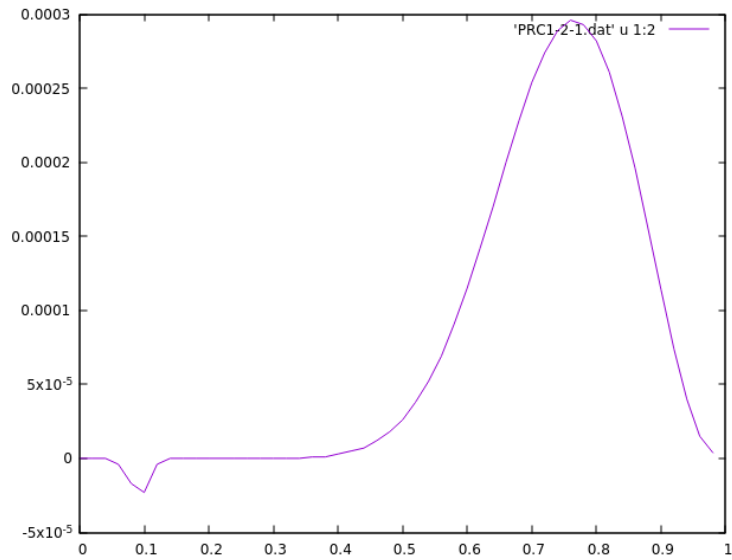


Figura 4.16: PRC_1 del model de Hodgkin-Huxley (3.4.1).

Podem observar que té un màxim en $\theta = 0.76$, on el valor de la PRC és 0.000296.

Si ens fixem amb les PRC_j successives, que trobem a la Figura 4.17, veiem que, tal com pensàvem, van cap a zero molt ràpidament.

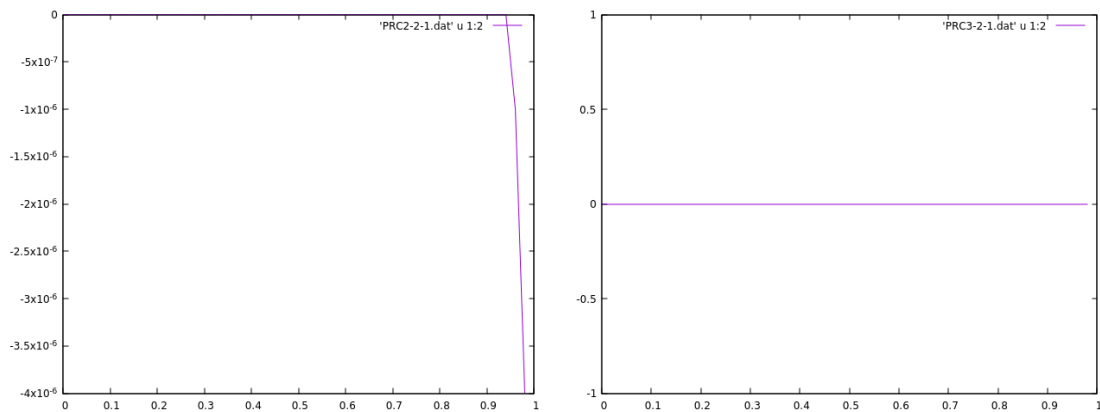


Figura 4.17: PRC_2 i PRC_3 del model de Hodgkin-Huxley.

En resum, tot i que hem obtingut algunes aproximacions bones de la PRC a partir de les PRC_j de les primeres quatre voltes, no podem afirmar ni refutar la nostra hipòtesi inicial. Caldria calcular més valors de PRC_j per estudiar si es poden obtenir bones aproximacions de la PRC a partir de la suma de les PRC s iterades. Tot i que ens agradaria anar més enllà, en aquest treball ens hem de conformar amb els resultats obtinguts.

Conclusions

Al llarg del treball hem donat les eines per poder dur a terme l'anàlisi de l'estabilitat d'un sistema. Gràcies al Teorema de Harman-Grobman hem pogut estendre als sistemes no lineals l'estudi d'estabilitat a partir dels multiplicadors característics de la matriu del sistema en un punt crític. L'aplicació de Poincaré ens ha permès anar més enllà i aplicar aquest principi a les òrbites periòdiques, “transformant” el flux en una aplicació discreta per estudiar l'estabilitat de l'òrbita com si fos un punt fix.

Hem vist que els valors propis de l'aplicació de Poincaré són els mateixos que els de la matriu de monodromia, llevat del valor propi 1, i que el seu mòdul determina el comportament de les solucions al seu voltant, i ho hem relacionat amb els subespais invariants generats pels seus vectors propis associats, i que ens ajuden a conèixer el comportament a llarg termini de les solucions.

Mitjançant la noció de fase, hem aplicat aquest estudi a cicles límit hiperbòlics, i hem pogut estendre-la a un entorn del cicle límit gràcies a les isòcrones i a les funcions de resposta de fase.

Amb aquests instruments, hem analitzat l'avançament de fase d'un oscil·lador en resposta a petites pertorbacions que el desplacen de la seva òrbita, i ho hem pogut observar tant a nivell teòric com a nivell experimental, aplicant-ho numèricament a dos models.

Al primer, d'interès purament acadèmic, hem estudiat la relació entre les PRC_j iterades i la veritable PRC . No hem pogut establir de manera clara si en l'àmbit experimental la suma de PRC_j proporciona una bona aproximació de la PRC , tal com pensàvem. Tot i així, hem obtingut resultats interessants i hem pogut estudiar els diferents comportaments del sistema en fer variar els paràmetres.

El segon model que hem vist és una versió simplificada d'un model de neurociència. Gràcies a la implementació numèrica hem pogut obtenir una visió de conjunt de com les pertorbacions poden afectar a l'estat natural d'una neurona. A causa de la complexitat del model, no hem pogut estudiar en detall el comportament d'aquest sistema. Seria interessant implementar el càlcul d'isòcrones i de PRF usant a fons el mètode de la parametrització.

Altres possibles continuacions del treball serien, en primer lloc, fer una exploració més exhaustiva de l'espai de paràmetres (α, a, A) de l'Exemple A. Hem triat alguns valors per veure una mostra del comportament, però seria interessant provar altres valors i combinacions per aprofundir en l'estudi de l'estabilitat en funció de la variació d'aquests paràmetres. També es podria ampliar el nombre de PRC_j que es

calculen, per obtenir una aproximació més acurada de $\sum_{j \geq 1} PRC_j$. Finalment, seria interessant repetir l'estudi aplicant múltiples estímuls sense esperar a tornar al cicle límit, usant la PRF i l' ARF , ja que és una situació habitual en neurones.

Agraïments:

Vull agrair al Toni la seva dedicació i la seva paciència amb mi i amb el projecte. Gràcies per haver-me ajudat tant.

Bibliografia

- [1] John Guckenheimer and Philip Holmes. *Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector fields*, volume 42 of *Applied Mathematical Sciences*. Springer-Verlag, New York, 1990. Revised and corrected reprint of the 1983 original.
- [2] Jack K. Hale. *Ordinary Differential Equations*. Krieger Pub Co, revised edition edition, 1980.
- [3] Researchgate [Internet]. https://www.researchgate.net/figure/Poincare-map-with-poincare-hyperplane_fig1_262417439.
- [4] E. M. Izhikevich. *Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting*. Computational Neuroscience. MIT Press, Cambridge, MA, 2007.
- [5] O. Castejón, A. Guillamon, and G. Huguet. Phase-amplitude response functions for transient-state stimuli. *The Journal of Mathematical Neuroscience (JMN)*, 3(1):1–26, 2013.
- [6] M. Sabatini. Isochronous sections via normalizers. *Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg.*, 15(9):3031–3037, 2005.
- [7] Emilio Freire, Armengol Gasull, and Antoni Guillamon. Limit cycles and Lie symmetries. *Bull. Sci. Math.*, 131(6):501–517, 2007.
- [8] X. Cabré, E. Fontich, and R. de la Llave. The parameterization method for invariant manifolds. III. Overview and applications. *J. Differential Equations*, 218(2):444–515, 2005.
- [9] Gemma Huguet. The role of hyperbolic invariant objects: From arnold diffusion to biological clocks. *Tesi Doctoral FME*, 2008.
- [10] G. Bard Ermentrout and David H. Terman. *Mathematical foundations of neuroscience*, volume 35 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer, New York, 2010.
- [11] Pixabay [Internet]. <https://pixabay.com/es/neurona-célula-del-nervio-axón-296581>.
- [12] Khanacademy [Internet]. <https://www.khanacademy.org/science/biology/human-biology/neuron-nervoussystem/a/overview-of-neuron-structure-and-function>.